

PFLANZEN-GEOGRAPHIE

AUF

PHYSIOLOGISCHER GRUNDLAGE

VON

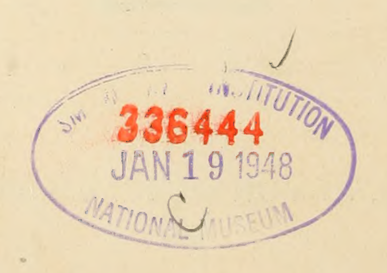
DR. A. F. W. SCHIMPER
Andreas Franz Wilhelm
WEIL. A. O. PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT BONN.

MIT 502 ALS TAFELN ODER IN DEN TEXT GEDRUCKTEN ABBILDUNGEN IN AUTOTYPIE, 5 TAFELN IN LICHTDRUCK UND 4 GEOGRAPHISCHEN KARTEN

ZWEITE UNVERÄNDERTE AUFLAGE



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1908.


336444
JAN 19 1948
NATIONAL MUSEUM

Vorwort.

Die Abgrenzung der einzelnen Florenareale und ihre Gruppirung in grössere Verbände oder Florenreiche geht ihrer baldigen Vollendung entgegen und die Zeit ist nicht mehr fern, wo alle Pflanzenarten und deren Verbreitung bekannt sein werden. Damit wird jedoch nicht, wie von manchen Seiten noch angenommen wird, die Pflanzengeographie ihre Aufgabe gelöst, sondern nur eine Grundlage geschaffen haben, auf welche die Wissenschaft weiter bauen wird. Das Ziel der Pflanzengeographie wird dann wesentlich in der Erforschung der Ursachen der Florenunterschiede bestehen.

Die gegenwärtigen Floren stellen nur einen Moment in der Geschichte der Pflanzendecke dar. Die Wechselwirkung der der Pflanze innewohnenden Veränderlichkeit mit der Veränderlichkeit der äusseren Factoren bedingt eine bald schneller, bald langsamer, jedoch fortwährend sich vollziehende Umformung. Dieser Wechsel beruht theilweise auf Wanderungen, vornehmlich jedoch auf Umgestaltung der Glieder der Pflanzendecke. Die Structur der Pflanze ist aus unbekannten inneren Ursachen einem überaus langsamen, aber anscheinend ununterbrochenen Umwandlungsprocess unterworfen, welcher zur Ausbildung rein „morphologischer“, d. h. in keiner sichtbaren Beziehung zur Umgebung stehender Merkmale führt. Ausserdem aber wird dieselbe, wie der Versuch zeigt, durch Veränderungen der äusseren Bedingungen in tiefgreifender und rascher Weise modificirt, so dass jeder Wechsel in der Umgebung alsbald einen solchen in der Organisation nach sich zieht. Sind die neu eintretenden Eigenschaften nützlich, so werden sie in den Nachkommen gezüchtet und vervollkommnet, und stellen dann die sogenannten „Anpassungen“ dar, in welchen die auf die Pflanze wirkenden äusseren Factoren zum Ausdruck gelangen. Da diese letzteren mit der geographischen Lage wechseln, so werden durch die

Anpassungen die Ursachen der Verschiedenheiten im Vegetationsbilde an den verschiedenen Punkten der Erde dem Verständniss näher geführt, so dass ihre Untersuchung zu den vornehmsten Aufgaben der Pflanzengeographie gehört.

Der Zusammenhang zwischen der Pflanzengestalt und den äusseren Bedingungen an den verschiedenen Punkten der Erdoberfläche bildet den Gegenstand der ökologischen Pflanzengeographie,[1]) welche erst neuerdings in den Vordergrund des Interesse gerückt ist, obwohl sie bereits in früheren Werken, namentlich in Giesebach's verdienstvoller „Vegetation der Erde", allerdings von veralteten Gesichtspunkten aus, Berücksichtigung gefunden hatte. Der grosse Aufschwung der physiologischen Richtung in der Pflanzengeographie datirt von dem Augenblicke, wo die bisher nur in europäischen Laboratorien arbeitenden Physiologen die Vegetation fremder Länder an Ort und Stelle zu untersuchen begannen. Europa war, mit seinem in jeder Hinsicht gemässigten Klima und seiner durch die Cultur tief modificirten Vegetationsdecke wenig geeignet, zu solchen Beobachtungen Anregung zu geben; im tropischen Regenwald, in der Sahara, in der Tundra wurde der enge Zusammenhang zwischen dem Vegetationscharakter und den Bedingungen extremer Klimate an augenfälligen Anpassungen nachgewiesen.

Durch die Gründung des botanischen Laboratorium in Buitenzorg und die ungemein günstige Gelegenheit zum Aufenthalt inmitten der tropischen Vegetation, welche, dank Treub's nicht genug zu rühmenden Bemühungen dem Botaniker auf Java geboten werden, hat die physiologische Richtung in der Pflanzengegraphie ungemein rasche Fortschritte gemacht. Namentlich ist es, wie Wiesner's und Haberlandt's bahnbrechende Arbeiten gezeigt haben, dadurch möglich geworden, im tropischen Klima lange dauernde und exakte physiologische Versuche anzustellen. Hoffentlich wird bald in den arktischen Ländern ein Gegenstück zu Buitenzorg erstehen; entsprechend der Armuth der Flora und der relativen Einfachheit der zu lösenden Fragen, würde schon bei bescheidener Ausrüstung ein arktisches Laboratorium grosse Dienste leisten.

Nur wenn sie in engster Fühlung mit der experimentellen Physiologie verbleibt, wird die Oekologie der Pflanzengeographie neue Bahnen eröffnen können, denn sie setzt eine genaue Kenntniss der Lebensbedingungen der Pflanze voraus, welche nur das Experiment verschaffen kann. Dadurch allein wird es möglich werden, die Anpassungslehre dem Dilettantismus, welcher sich in derselben mit Vorliebe breit macht,

---

[1]) Nach dem Vorschlage Häckel's wird in neuester Zeit die früher „Biologie" genannte Anpassungslehre als „Oekologie" bezeichnet.

zu entreissen und von den anthropomorphen Spielereien zu säubern, welche sie in gänzlichen Discredit zu bringen drohten. In dieser Hinsicht ist es mit Freuden zu begrüssen, dass wissenschaftliche Botaniker sich mehr und mehr den ökologischen Problemen zuwenden und ihre theoretischen Anschauungen auf die Basis sicher beobachteter Thatsachen und kritisch ausgeführter Experimente stellen.

Mit dem vorliegenden Material lässt sich eine befriedigende Gesammtdarstellung der ökologischen Pflanzengeographie noch nicht geben. Dieses Buch bringt daher mehr Fragen als Antworten und beabsichtigt in erster Linie durch präcise Aufstellung der ersteren zu weiteren Untersuchungen anzuregen.

Die grösste Sorgfalt wurde der Wahl und Ausführung der Abbildungen gewidmet, die theils an einzelnen Objecten, theils an ganzen Pflanzenformationen den Zusammenhang zwischen dem Pflanzenleben und den äusseren Bedingungen weit besser vor Augen führen, als die ausführlichsten Schilderungen. Dank der grossen Gefälligkeit einer Anzahl Fachgenossen und Naturfreunde ist es mir möglich gewesen, ein reiches Material an photographischen Landschaftsbildern mit charakteristischer Vegetation zusammenzubringen. Ich verdanke dieselbe folgenden Herren und Behörden, welchen ich hier dafür nochmals meinen besten Dank ausspreche: Forstinspector W. W. Ashe (N. Carolina), Prof. Bessey (Lincoln, Nebr.), Prof. Dr. Brandis (Bonn), Privatdoc. Dr. A. Brauer (Marburg), L. Cockayne (Christchurch, Neu-Seeland), Prof. J. M. Coulter (Chicago), Prof. Dr. D. H. Campbell (Leland Stanford Univ., Calif.), Prof. Dr. Deichmüller (Bonn), Docent P. Groom (Oxford), Grigoriew, Sekretär der Kais. russ. geograph. Gesellschaft (St. Petersburg), „Geological department“ der Univ. Nebraska, Prof. Dr. G. Karsten (Kiel), Gardelieutenant Kaznakoff (St. Petersburg), J. Kobus (Pasoeroean, Java), Prof. Krassnow (Charkow), Prof. Kusnezow (Dorpat), G. Küppers-Loosen (Köln), Dr. P. Kuckuck (Helgoland), Prof. Dr. Kükenthal (Jena), Prof. MacMillan (Univ. of Minnesota), Prof. Pohlig (Bonn), Prof. Rothrock (West Chester Pa.), Prof. Sargent (Brooklyne, Mass.), Privatdoc. Dr. A. Schenck (Halle), Prof. Dr. H. Schenck (Darmstadt), Dr. O. Stapf (Kew), Geheimrath Prof. Dr. Strasburger (Bonn), F. Sönnecken (Bonn), W. Swingle (Florida), Dr. Treub (Buitenzorg, Java), Prof. Dr. O. Warburg (Berlin), G. H. Webber (Florida). Lady Brandis in Bonn hatte die grosse Güte mir ihre ebenso naturgetreuen wie schönen Aquarelle aus Vorderindien zur Verfügung zu stellen.

Mehreren der oben genannten Herren verdanke ich ausserdem wesentliche Unterstützung durch Litteratur, Untersuchungsmaterial etc. In dieser Hinsicht bin ich noch folgenden Herren und Behörden verpflichtet: Der Kaiserlichen Regierung in Indien, den Directionen der botanischen Museen und Gärten zu Berlin, Buitenzorg und Kew, Prof.

Dr. Drude (Dresden), Prof. Dudley (Leland Stanford Univ., Calif.), Prof. Dr. Flahault (Montpellier), Prof. Dr. Hieronymus (Berlin), Dr. Körnicke (Bonn), Prof. Dr. Noll (Bonn), Geheimrath Prof. Dr. Pfitzer (Heidelberg), Obergärtner Purpus (Darmstadt), Geheimrath Prof. Dr. Rein (Bonn), Prof. Dr. Trabut (Algier), Prof. Dr. Volkens (Berlin).

Die Pflanzenbilder wurden zum grössten Theile unter meinen Augen von Herrn stud. rer. nat. R. Anheisser zu meiner vollen Befriedigung nach der Natur gezeichnet. Nur relativ wenige Bilder sind anderen Werken entnommen.

Nur die dritte der vier Kartenbeilagen ist ein Original; dieselbe bezweckt nur zur vorläufigen Orientirung zu dienen. Die Anordnung der Vegetation in Brasilien stützt sich auf eine mir von Prof. H. Schenck zur Verfügung gestellte Skizze.

Schliesslich ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Verlagsbuchhändler Dr. G. Fischer für die grosse Bereitwilligkeit, mit welcher er auf alle meine Wünsche eingegangen ist, hier meinen besten Dank auszusprechen.

Zur Literatur sei bemerkt, dass pflanzengeographische Werke allgemeinen Inhalts in die Verzeichnisse meist keine Aufnahme gefunden haben. Jedem Studenten der Pflanzengeographie seien ein für alle Male empfohlen:

A. de Candolle. Géographie botanique raisonnée. 2 Bde. Genève 1855.
Grisebach, A. Die Vegetation der Erde. 2 Bde. 1872.
Drude, O. Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart 1890.
— Atlas der Pflanzenverbreitung. Gotha 1887.
Engler, A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. 2 Theile. Leipzig 1879 u. 1882.

Bonn, Ende Juli 1898.

Inhaltsverzeichniss.

Erster Theil.

Die Factoren.

Zweiter Theil.

Formationen und Genossenschaften.

Dritter Theil.

Zonen und Regionen.

Erster Abschnitt.

Die tropischen Zonen.

Zweiter Abschnitt.

Die temperirten Zonen.

Vierter Abschnitt.

Die Höhen.

Fünfter Abschnitt.

Die Vegetation der Gewässer.

ERSTER THEIL.

DIE FACTOREN.

I. Das Wasser.

1. Die Vegetationsorgane der Landpflanzen. § 1. Allgemeines. Hygrophyten und Xerophyten. Ombrophobie und Ombrophilie. Physikalische und physiologische Trockenheit. Eigenschaften der Tropophyten. Klimatische und edaphische Xerophyten, Hygrophyten und Tropophyten. — § 2. Die Xerophyten. Die Wasseraufnahme herabsetzende Factoren. Die Transpiration fördernde Factoren. Xerophile Structur. Schutzmittel gegen Wasserverlust. Wechselbeziehungen der Xerophyten verschiedener Standorte. — § 3. Die Hygrophyten. Wiesner's und Lothelier's Versuche. Hygrophile Structur. Entfernung überschüssigen Wassers: Träufelspitze, Hydathoden etc. — § 4. Die Tropophyten. Tropophile Structur. Der Laubfall. — **2. Die Vegetationsorgane der Wasserpflanzen.** Structurveränderung submers wachsender Landpflanzen. Eigenthümlichkeiten echter Wasserpflanzen. **3. Das Wasser und die Reproduction.** Nachtheiliger Einfluss der Feuchtigkeit auf die Sexualsphäre. Die sexuelle Reproduction bei den Wasserpflanzen. **4. Das Wasser und die Samenverbreitung.** Anpassungen von Früchten und Samen an Verbreitung durch Wasserströmung. Die Auswürfe des Meeres. Die neue Flora von Krakatau.

Unter den auf das Pflanzenleben wirkenden Factoren ist keiner so durchsichtig als der Einfluss des Wassers. Der Transpirationsstrom lässt sich von dem Augenblicke seines Eintritts bis zu demjenigen seines Austritts Schritt für Schritt verfolgen, die physiologischen Vorgänge der Aufnahme, Fortleitung und Ausscheidung des Wassers sind in vielen Punkten aufgeklärt, die Structur der das Wasser aufnehmenden, fortleitenden, ausscheidenden und speichernden Organe ist genau untersucht worden und die Theorie des Zusammenwirkens aller dieser Factoren ist in der Hauptsache vollendet. Das Wasser ist aus diesem Grunde in erster Linie zu berücksichtigen, wo es sich darum handelt, in den Eigenthümlichkeiten der Vegetation eines Gebiets den Antheil von Klima und Boden nachzuweisen.

1. Die Vegetationsorgane der Landflanzen.

§ 1. **Allgemeines.** Aufnahme und Abgabe des Wassers durch die Pflanze sind von äusseren Bedingungen abhängig. Die letzteren sind aber in der Natur sehr ungleich und haben entsprechend der Anpassungs-

fähigkeit der Organismen, ungleiche Vorrichtungen zur Regelung des Transpirationsstromes hervorgerufen. Die Structur mancher Gewächse begünstigt den Austritt des aufgenommenen Wassers, diejenige anderer erschwert denselben.

Vorrichtungen zur Förderung der Wasserabgabe sind charakteristisch für die Hygrophyten, d. h. diejenigen Gewächse, deren Existenzbedingungen die Gefahr des Austrocknens ausschliessen und mit derjenigen einer Stockung des die Nährsalze ihren Verbrauchsorten zuführenden Transpirationsstroms verknüpft sind. Erschwerte Wasserversorgung führte dagegen zur Entstehung von Mitteln zur Förderung der Absorption und zur Verzögerung der Transpiration; mit Vorrichtungen der letzteren Art sind die Trockenpflanzen oder Xerophyten ausgerüstet.

Wiesner (IV) hat einen weiteren, jedoch anscheinend nicht ganz durchgreifenden und jedenfalls noch weiterer Prüfung bedürftigen Unterschied zwischen Hygrophyten und Xerophyten entdeckt. Letztere gehen bei andauernden Niederschlägen schon nach zwei oder drei Tagen zu Grunde; sie sind regenscheu, ombrophob, die Hygrophyten hingegen sind in der Regel ombrophil. Letzteres gilt namentlich von den Pflanzen sehr regnerischer Klimas; z. B. ist die Vegetation Westjavas (Buitenzorg) nach Wiesner ombrophil. Dagegen giebt es in unserem mässig feuchten Klima ombrophobe Hygrophyten, wie Impatiens noli tangere. Die Ombrophobie macht sich in diesem und den anderen Fällen schon äusserlich bemerkbar: Ombrophiles Laub ist benetzbar, ombrophobes unbenetzbar.

Man pflegt als Hygrophyten die Pflanzen feuchter, als Xerophyten die Pflanzen trockener Standorte zu bezeichnen, ohne zu bedenken, dass es sich bei Organismen um physiologische, bei Standorten aber um physikalische Eigenschaften handelt, und dass ein vollkommener Parallelismus zwischen beiden Gruppen von Eigenschaften nicht nothwendig besteht. In der That ist ein sehr nasses Substrat für die Pflanze vollkommen trocken, wenn sie ihm kein Wasser zu entnehmen vermag, während ein Boden, der uns vollkommen trocken erscheint, manche genügsame Pflanze hinreichend mit Wasser versorgt. Es muss zwischen physikalischer und physiologischer Trockenheit, bezw. Feuchtigkeit unterschieden werden; letztere allein kommt für das Pflanzenleben, also auch für die Pflanzengeographie, in Betracht. Physiologischer Feuchtigkeit entspricht eine hygrophile, physiologischer Trockenheit eine xerophile Vegetation.

Xerophyten und Hygrophyten sind durch Übergänge verbunden, welche die Grenze zwischen diesen beiden grossen ökologischen Klassen verwischen; auch dürfte der Versuch, eine solche auf Grund

von Zahlen aufzustellen, ein ebenso aussichtsloses wie unnützes Unternehmen sein. Thatsächlich hat die hier unvermeidliche Willkür keine so grosse Verwirrung, als man es vielleicht hätte erwarten dürfen, veranlasst. Dagegen würde die Aufstellung einer besonderen Categorie, welche die weder ausgesprochen xerophilen noch die ausgesprochen hygrophilen Gewächse umfassen würde, die Verwirrung ohne Zweifel anbahnen. Nothwendig erscheint es hingegen, diejenigen Gewächse in eine dritte Klasse zu unterbringen, deren Existenzbedingungen, je nach der Jahreszeit, diejenigen von Hygrophyten oder von Xerophyten sind. Solche Pflanzen, zu welchen z. B. der grossen Mehrzahl nach diejenigen unserer Flora gehören, sollen Tropophyten genannt werden. Die Structur der perennirenden Theile ist bei ihnen xerophil; die der nur während der nassen Jahreszeiten vorhandenen hygrophil.

Die Unterscheidung der Pflanzenformen in Hygrophyten, Xerophyten und Tropophyten ist der erste Schritt zum physiologischen Verständniss der Pflanzendecke und ihrer Glieder, der Formationen. Weite Gebiete, z. B. ein grosser Theil der Küsten- und Gebirgslandschaften der Tropen sind durch Hygrophyten, andere, wie die Steppen, die Wüsten, die Polarländer durch Xerophyten, andere noch, wie der grösste Theil der nordtemperirten Zone, durch Tropophyten beherrscht. Es giebt Hygrophyten-, Xerophyten-, Tropophyten-Klimate. Ein jedes Klimagebiet zeigt neben dem entsprechenden ökologischen Vegetationstypus, an bestimmten Standorten einen der beiden anderen, indem die Eigenschaften gewisser Bodenarten den Einfluss des Klimas abschwächen oder aufheben. Einflüsse des Bodens sollen als edaphisch[1]) bezeichnet werden. Es giebt klimatische und edaphische Hygrophyten, Xerophyten, Tropophyten.

Die durch die physiologische Feuchtigkeit oder Trockenheit bedingten Merkmale geben der Vegetation der Gebiete[2]) und derjenigen der einzelnen Standorte in diesen Gebieten ihr charakteristisches physiognomisches oder besser ökologisches Gepräge. Auch die systematische Pflanzengeographie muss diese Unterschiede zu den wichtigsten rechnen, denn es giebt auch hygrophile, tropophile und xerophile Arten. Es giebt jedoch auch Arten, und dieses ist für den Systematiker wie für den Physiologen gleich wichtig, welche sich den wechselnden Bedingungen der Feuchtigkeit so vollkommen anpassen, dass ihre extremen Formen zu ungleichen Arten zu gehören scheinen, aber durch Aenderung der Feuchtigkeit in einander übergeführt werden können.

---

1) *Τὸ ἔδαφος*, Der Boden.

2) Die durch die Wärme bedingten Zonen sind durch die Hydrometeore in Gebiete zergliedert. Vgl. Thl. III. Einleitung.

§ 2. **Die Xerophyten**. Physiologische Trockenheit wird entweder durch die Absorption herabsetzende oder durch die Transpiration fördernde äussere Factoren, am häufigsten jedoch durch die Combination von Einflüssen aus beiden Gruppen bedingt.[1])

A. Die Wasseraufnahme herabsetzende Factoren.

1. Geringer Gehalt des Bodens an freiem Wasser, d. h. von Wasser, das von den Bodentheilchen schwächer als von den Wurzeln angezogen wird. Je nach ihrer physikalischen Beschaffenheit sind verschiedene Böden physiologisch sehr ungleich trocken. (Vgl. V. Der Boden.)

2. Reichthum des Bodens an gelösten Salzen.

Geringe Salzmengen wirken fördernd, grössere hemmend auf die Wasseraufnahme. Der Grad der Concentration, bei welchem die Verlangsamung eintritt, ist nach der Pflanzenart verschieden, übertrifft aber wohl nie 0.5 %. Salzmischungen wirken mehr verlangsamend als reine Salze, gewisse Salze, z. B. Chlornatrium, energischer als gewisse andere, z. B. Salpeter. (Vgl. V. Der Boden.)

3. Reichthum des Bodens an Humussäuren.

4. Niedere Temperatur des Bodens.

Ein gefrorener Boden ist für alle Pflanzen völlig trocken, ein wenige Grade warmer für die meisten Pflanzen nahezu trocken. Die untere Temperaturgrenze der normalen, d. h. zur Deckung der Transpiration bei offenen Spaltöffnungen genügenden Wasserabsorption ist specifisch verschieden und liegt bei Pflanzen warmer Zonen meist weit höher als bei solchen, zu deren Lebensbedingungen niedere Temperaturgrade gehören.

B. Die Transpiration beschleunigende Factoren.

1. Trockenheit der Luft.

Obwohl ein physiologischer, nicht ein rein physikalischer Vorgang, verhält sich die Transpiration in dieser Hinsicht im Wesentlichen wie die Verdampfung. Sie nimmt mit der Trockenheit der Luft beständig zu.

2. Hohe Lufttemperatur.

Die Transpiration steigt bis zu einem, nach der Art wechselnden Maximum, oberhalb welches pathologische Veränderungen zunächst eine Verminderung bewirken.

3. Verdünnung der Luft.

Die Abnahme des Luftdrucks wirkt beschleunigend auf die Transpiration, jedoch nicht direkt, wie bei der Verdampfung, sondern nur indirekt durch Beschleunigung der Diffusion des Wasserdampfes.

4. Licht.

Die Transpiration ist intensiver im Lichte als in der Dunkelheit und steigt mit der Intensität der Beleuchtung. Die wirksamen Strahlen

[1]) Schimper I.

sind, nach Wiesner, in erster Linie die blauen, in zweiter die rothen, während die grünen nur schwachen Einfluß ausüben. Unter den die Transpiration beschleunigenden Factoren sind Temperatur und Licht die schwächsten und genügten für sich allein nicht, um einen ausgesprochen xerophilen Charakter hervorzurufen.

Alle Pflanzen, deren äussere Lebensbedingungen den einen oder anderen der erwähnten Factoren oder eine Combination mehrerer derselben in sich schliessen, besitzen, mit Ausnahme der eben erwähnten beiden Factoren (Licht, Temperatur), die Structur und Eigenschaften von Xerophyten.

Xerophile Structur. Wie bereits erwähnt, vermögen manche Pflanzen unter sehr ungleichen Bedingungen der Wasserversorgung zu gedeihen, indem sie ihre Structur entsprechend den äußeren Einflüssen gestalten. Diesbezügliche Versuche sind namentlich für vier der aufgezählten Factoren, nämlich Trockenheit des Substrats, Trockenheit der Luft, Salzgehalt des Substrats und Beleuchtung, ausgeführt worden. Hauptsächlich wurden die Blätter, als wichtigste Organe der Transpiration, untersucht.

Alle Experimente führten im Wesentlichen zu gleichen Ergebnissen. Aeussere Bedingungen, welche, sei es durch Verminderung der Wasseraufnahme, sei es durch Beschleunigung der Wasserabgabe, das Gleichgewicht zu Gunsten der letzteren stören, bedingen in der Regel folgende Abweichungen von der normalen Structur: 1) Reduction der Oberfläche bei gleichem Volum. 2) Reduction der luftführenden Intercellularen. 3) Zunahme der Gefässe und des Sklerenchyms. 4) Verlängerung der Palissaden. Ausserdem häufig, aber nicht allgemein: 5) Zunahme der Aussenwand der Epidermis an Dicke und Cutingehalt. 6) Einsenkung der Spaltöffnungen. 7. Zunahme luftführender Haare. 7) Auftreten wasserspeichernder Zellen (Doppelte Epidermis, Wassergewebe, Schleimzellen etc.). (Fig. 1.)

Mit Ausnahme der Zunahme des Sklerenchyms und der Verlängerung der Palissaden erscheinen die erwähnten Veränderungen geeignet, der Gefahr übermäßigen Wasserverlustes — möge dieselbe durch zu geringe Wasseraufnahme oder zu große Transpiration bedingt sein — entgegenzuwirken. Durch Reduction der Blattgrösse und der Intercellularen wird die transpirirende Oberfläche für die gleiche Menge Pflanzensubstanz kleiner, durch Zunahme der Gefässe wird die Wasserzufuhr erleichtert; die dickere Cuticula, luftführende Filz- oder Seidenhaare, die Einsenkung der Spaltöffnungen setzen die Transpiration herab; die Wasserzellen thun einerseits das gleiche, andererseits aber füllen sie sich in Augenblicken gesteigerter Wasserzufuhr und entleeren sich bei eintretendem Wassermangel in die assimilirenden Zellen.

Gewöhnlich wird der Besitz solcher Schutzmittel, wie sie eben geschildert wurden, als die Folge starker Transpiration bezeichnet, jedoch mit Unrecht. Wir sehen dieselben sowohl bei schwacher Transpiration, z. B. auf trockenem

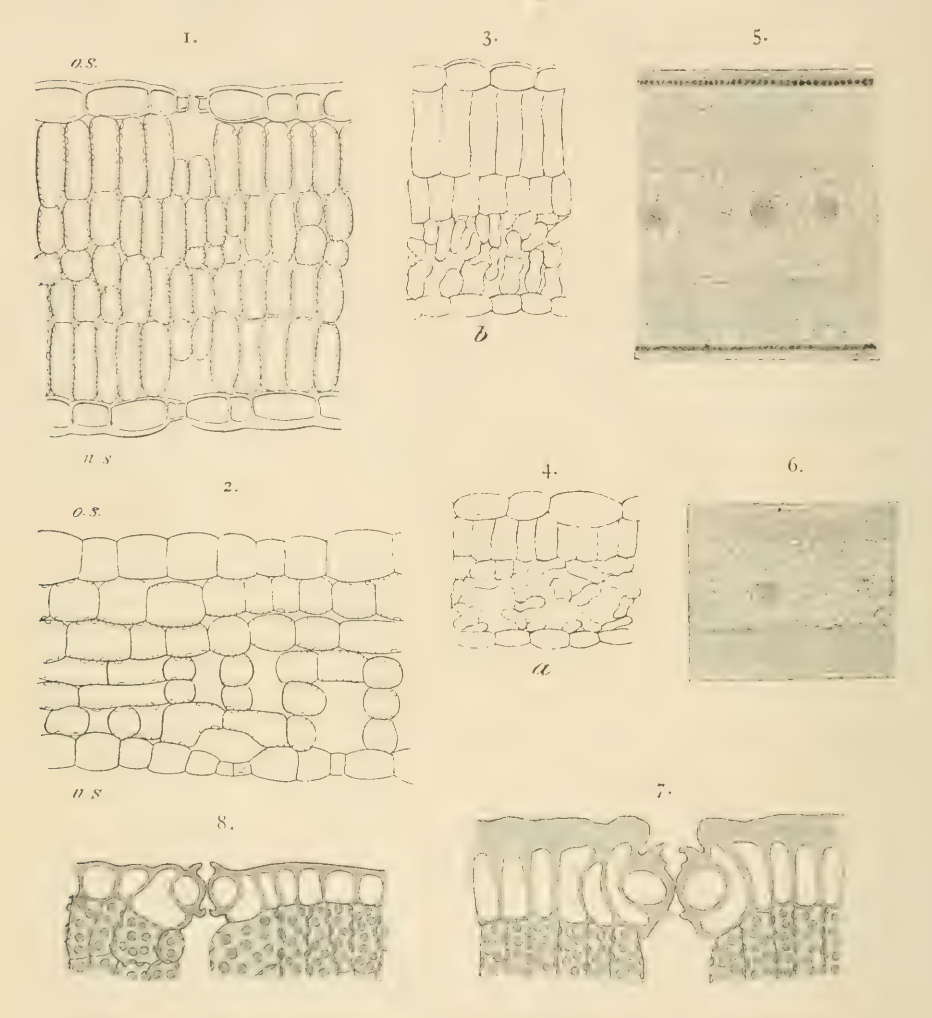


Fig. 1. Einfluss der Transpiration auf die Ausbildung der Laubblattgewebe. 1. Lactuca Scariola. Querschn. durch ein Sonnenblatt. 2. Dieselbe. Schattenblatt. 3. Robinia Pseudacacia, in gewöhnlicher Luft. Querschn. des Blattes. 4. Dieselbe, in dampfgesättigter Luft. 5. Sonneratia acida auf nassem Salzboden. Blattquerschn. 6. Dieselbe auf gewöhnlichem Boden (Hort. Bogor., Blattquerschn.). 7. Sonneratia acida auf Salzboden. Epid. u. Spaltöffn. 8. Dieselbe auf gewöhnl. Boden. 1—2 nach Stahl, 3—4 nach Lothelier, 5—8 nach der Natur.

oder salzreichem Boden, als bei starker Transpiration, z. B. in trockener Luft auftreten. Andererseits besitzen Pflanzen des feuchten Bodens eine lebhafte Transpiration (Gain) und doch entbehren sie in der Regel der xerophilen Structur. Nicht die absolut, sondern die relativ, d. h. im Verhältnis zur Wasserzufuhr starke Transpiration führt zur Entwickelung von Schutzvorrichtungen.

Die z. B. von Kohl versuchte causalmechanische Erklärung, der zu Folge die starke Transpiration Ursache, die Modification der Structur Wirkung sein soll, wie bei einem einfachen physikalischen Vorgange, wird durch solche



Fig. 2. Xerophile Structur. Trockenes Klima (Temper. Australien). *a* Spaltöffnung von Franklandia fucifolia. *b* von Eucalyptus giganteus. Nach Tschirch.



Fig. 3 und 4. Xerophile Structur. Nasser Salzboden. Links Oberseite des Blattes von Aegiceras majus. Mangrove, Java. Vergr. 260. Rechts Spaltöffnung und Epidermis der Blattunterseite von Rhizophora mucronata. Mangrove, Java. Vergr. 550.



Xerophile Structur. Kalter Boden. Grönland. Fig. 5 (links) Blattquerschnitt von Dryas integrifolia. Fig. 6 (rechts) Theil des Blattquerschn. von Loiseleuria procumbens (*B* Palissaden, *V* Aussenwand d. Epid., *c* Cuticula, *R* Zellraum d. Epid., *g* Innenwand d. Epidermis). Nach Warming.

Thatsachen widerlegt. Mit grösserer Wahrscheinlichkeit könnte man in der wechselnden Concentration des Zellsaftes die erste Ursache erblicken, d. h. das auf das Plasma einwirkende Reizmittel, da dieselbe sowohl durch ungenügende Wasserzufuhr wie durch zu starke Transpiration sich steigert. Aber auch diese Annahme erklärt keineswegs die Zweckmässigkeit der geschilderten

Structuren. Letztere beruht auf einer im Kampfe ums Dasein erworbenen Anpassungsfähigkeit, die sich zur Zeit, wie alle eigentlichen Lebensvorgänge, der physikalischen Erklärung entzieht.

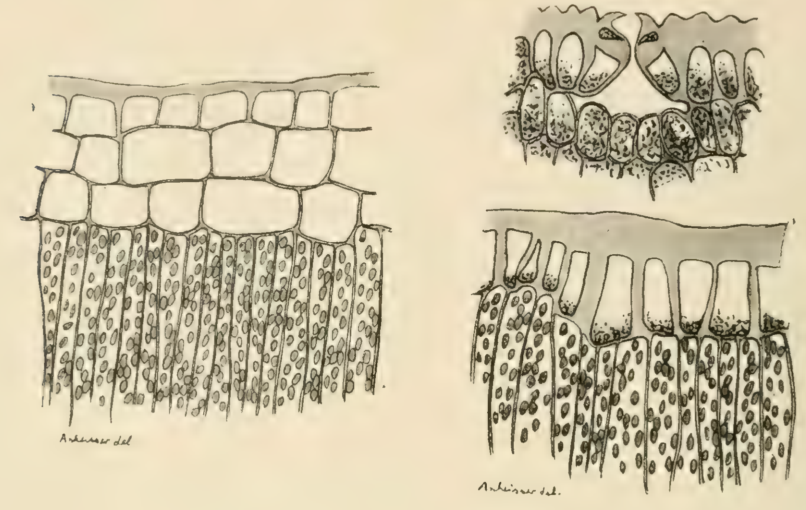


Fig. 7 und 8. Xerophile Structur. Alpines Klima. Links Myrica javanica. Stück des Blattquerschnitts. Gedeh, Java. 2900 m. Rechts Photinia integrifolia. Unter- und Oberseite des Blattes. Ardjuno, Java. 3300 m. Vergr. 200.



Fig. 9. Xerophile Structur. Trocken-heisses Klima. Algierische und marokkanische Wüste. Zygophyllum cornutum, eine Blattsucculente. Nat. Gr. Nach Engler in: Die natürl. Pflanzenfamilien.

Die wichtigsten natürlichen Gebiete und Standorte, in welchen physiologische Trockenheit herrscht und wo demgemäss nur Xerophyten gedeihen, sind nach ihren physikalischen Eigenschaften gruppirt, folgende:

1) Wüsten-, Steppen- und andere Gebiete mit trockenem Substrat und trockener Luft, zeitweise oder dauernd grosser Hitze und intensiver Beleuchtung.

2) Baumrinden und Felsen.

Rasches Vertrocknen des Substrats in Folge mangelnder Tiefe.

3) Sandboden, Geröll etc. Rasches Vertrocknen des Substrats wegen grosser Durchlässigkeit.

4) Meeresstrand, Solfataren etc.

Reichtum des Bodens an gelösten Salzen.

5) Torfmoore.

Humussäuren im Boden.

6) Polargebiete; Nähe der Gletscher im Hochgebirge. Niedere Bodentemperatur.

7. Alpine Höhen.

Verdünnte Luft und starke Insolation charakterisieren das alpine Klima.



Fig. 10. Xerophile Structur. Nasser Salzboden. Batis maritima. Eine Blattsucculente des tropischen Strandes. Pflanze. Nat. Gr. Nach Dammer in: Die natürlichen Pflanzenfamilien.

Die Pflanzen aller dieser Standorte sind mit Vorrichtungen zum Schutz der Transpiration versehen; sie sind Xerophyten. Namentlich verbreitet zeigt sich bei ihnen Reduction der Oberfläche. Mit zunehmender Trockenheit — im physiologischen Sinne —, werden die Blätter an Oberfläche kleiner, aber entsprechend dicker, lederartig (Sklerophyllen) oder fleischig (Chylophyllen oder Blattsucculenten), oder sie werden rudimentär und hinfällig (Aphyllen). Im letzteren Falle sind die Axen chlorophyllreich. und verrichten die Function der Assimilation. Sie sind bald schlank, ruthenähnlich, saftlos und hart, wie bei Ephedra, Spartium u. A. (Sklerokaulen), oder sie verkürzen sich unter Dickenzunahme oft bis zur

Kugelform und füllen sich mit schleimigem Safte, wie bei den Cacteen (Chylokaulen oder Stammsucculenten).



Fig. 11. Xerophile Structur. Trockenes Substrat (Baumrinden und Felsen). *1* Octomeria sp. *2* Cattleya bicolor. Desterro, Brasilien. Nat. Gr.

Die Reduction der Oberfläche ist oft mit Dornbildung verknüpft, indem Sprosse oder Blätter zu kurzen sklerenchymreichen, kaum oder gar nicht transpirirenden spitzen Gebilden werden, deren Bedeutung als Schutzmittel gegen Thiere, wenn überhaupt vorhanden, nur secundär eingetreten ist.

Den Xerophyten mit gefiederten Blättern ist Selbstregulirung der transpirirenden Oberfläche ermöglicht, indem die leicht beweglichen Blättchen sich bei der mässigen Beleuchtung der frühen Stunden oder eines trüben Tages ausspannen, bei intensiver Besonnung und entsprechend intensiver Transpiration znsammenfalten. Wie vollkommen diese Vorrichtung wirkt, zeigt der Umstand, dass Fiederblättergewächse mit relativ grossen und dünnen Laubflächen gemeinschaftlich mit Aphyllen in den trockensten Gebieten gedeihen.

Andere belaubte Xerophyten stellen ihre Blätter oder blattähnlichen Cladodien parallel den einfallenden Sonnenstrahlen, sodass dieselben weniger erwärmt und beleuchtet werden. Diese Eigenschaft verschwindet bei manchen Arten mit der Gefahr zu grossen Wasserverlustes (z. B. bei dem Mangrovebaum Sonneratia acida, bei Cultur auf salzarmem Boden), während sie bei anderen (z. B. Eucalyptus) erblich geworden ist.

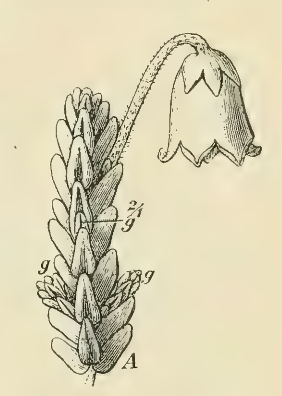


Fig. 12. Xerophile Structur. Kalter Boden. Grönland. Cassiope tetragona mit kleinen lederartigen, eingerollten Blättern. Vergr. 2. Nach Warming.

Manche Pflanzen entwickeln, wie vorher erwähnt wurde, in der Trockencultur wasserführende Zellen. Solche Wasserspeicher sind in der Vegetation trockener Standorte vielfach wiederkehrende, wenn auch nicht allgemeine Erscheinungen. Bald sind es dünnwandige, lebende Zellen, bald todte tracheïdenartige Zellräume, einzeln oder zu Geweben auftretend verbunden; zuweilen (Philodendron cannifolium) übernehmen Intercellularräume die gleiche Function. Reiche Entwickelung parenchymatischen lebenden Wassergewebes bedingt die schon erwähnte Succulenz von Blättern und Axen. Solches Wassergewebe ist entweder äusserlich, zwischen Epidermis und Chlorenchym (Perichylen, z. B. viele Bromeliaceen, Rhizophora etc.) (Fig. 16a), oder innerhalb des Chlorenchyms gelegen (Endochylen z. B. Cacteen, succulente Euphorbiaceen und die meisten anderen Stammsucculenten) (Fig. 13—14). Im ersteren Falle sind die Wasserzellen mit dünnflüssigen, im letzteren häufig mit schleimigem Inhalte versehen.

Einzelne lebende Wasserzellen sind weniger häufig als Wassergewebe. Solche sind z. B. sehr auffallend bei Mesembryanthemum cristallinum, wo gewisse Epidermiszellen zu grossen Wasserbläschen heranwachsen; sie liegen zerstreut im Chlorenchym bei Tillandsia usneoides etc.

Lebende Wasserzellen bleiben natürlich immer mit Plasma und Zellsaft gefüllt; sie werden nie lufthaltig. Ihr Wassergehalt ist aber zwischen weiten Grenzen schwankend, indem sie sich bei weniger energischer Transpiration, z. B. in der Nacht oder bei trüber Witterung, mit Wasser prall füllen, bei starker Transpiration aber, unter starkem Collaps, die assimilirenden Zellen mit Wasser versorgen.

Wassertracheïden enthalten, im Gegensatz zu lebenden Wasserzellen, je nach der reichlicheren oder spärlicheren Transpiration der grünen Gewebe, Luft oder Wasser. Sie zeigen sich vorwiegend an den Enden von Gefässbündeln in Blättern; nur in den Blättern gewisser xerophiler Orchideen sind sie im Chlorenchym zerstreut (Fig. 15—16).

Bei vielen Xerophyten sind die Wasserspeicher nicht gleichmässig in Blättern oder Axen vertheilt, sondern auf bestimmte Glieder beschränkt, welchen das Aufbewahren von Wasser als Hauptfunction zukommt. Solche Wasserbehälter sind in manchen Fällen alternde Blätter, die durch die nachträgliche mächtige Entwickelung ihrer Wassergewebe unförmlich dick werden (epiphytische Gesneraceen und Peperomia-

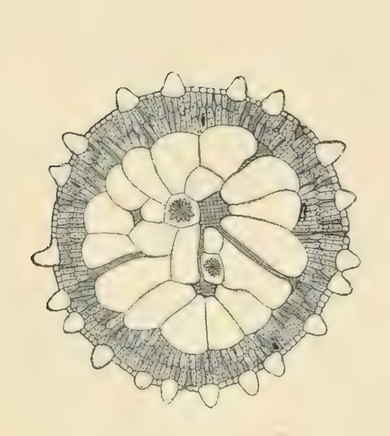


Fig. 13. Xerophile Structur. Trockenes Klima. Mesembryanthemum Forskalii, Blattsucculente der ägyptischen Wüste. Nach Volkens.

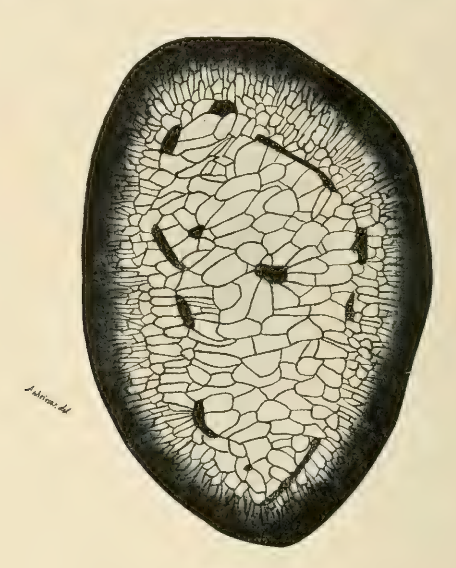


Fig. 14. Xerophile Structur. Nasser Salzboden. Sesuvium portulacastuum, tropische Strandsucculente. Blattquerschnitt.

Arten, Rhizophora, Sonneratia und andere Mangrovebäume) und, wie nachgewiesen wurde,[1]) die auf der Höhe der Assimilationsthätigkeit befindlichen jüngeren Blätter bis zum vollständigen Erschöpfen der Vorräthe mit Wasser versorgen (Fig. 16a u. 17). Dahin gehören ferner die wohl bekannten Scheinknollen epiphytischer Orchideen, die spindelförmigen Blattstiele von Philodendron cannifolium u. a. m.

Die vorhin geschilderten vergleichenden Culturversuche haben ergeben, dass die der Gefahr der Austrocknung ausgesetzte Pflanze eine die Transpiration herabsetzende Ausbildung ihrer Oberhaut erhält.

[1]) Schimper III, S. 42 u. f. Haberlandt, Pflanzenanat. (u. A. S. 349).

Solche Schutzmittel, wie bedeutende Dicke und Cutinreichtum der Aussenwand, Einsenkung der Spaltöffnungen in krug- oder rinnenartige Vertiefungen, luftführende Haarüberzüge, die in solchen Trockenculturen nur andeutungsweise auftreten, erreichen bei typischen Xerophyten einen hohen Grad der Vollkommenheit und zeigen sich bei ihnen ganz allgemein, unter den physikalisch verschiedensten Bedingungen. Auch besitzen die meisten, jedoch nicht alle Xerophyten die Eigenschaft, bei eintretendem Welken ihre Spaltöffnungen zu schliessen und dadurch ihre Transpiration bedeutend herabzusetzen. Allerdings ist bei direkter Bestrahlung durch die Sonne der dadurch gewährte Schutz weniger gross, als manchmal angenommen wird.

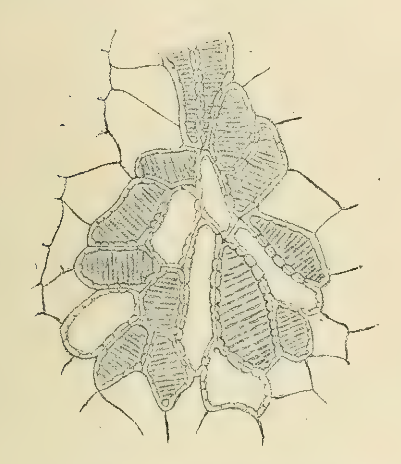


Fig. 15. Xerophile Structur. Nasser Salzboden. Speichertracheiden vom Gefässbündelende im Laubblatte von Sonneratia acida. Mangrove, Java.



Fig. 16. Xerophile Structur. Flora trockener Baumrinden (Epiphyten). Wassertracheïden im Blatte einer Pleurothallis. Blumenau, Brasilien.

Nicht bloss die im Dienste der Transpiration, sondern auch die in Beziehung zur Absorption stehenden Organe der Pflanze zeigen sich bei den Xerophyten zweckentsprechend ausgebildet. Ein sehr reiches Wurzelsystem zeichnet die Mehrzahl dieser Gewächse aus, und manche Arten, namentlich Epiphyten, sind im Besitze energisch wirkender Saugapparate, welche in einem späteren Kapitel geschildert werden sollen.

Wechselbeziehungen der Xerophyten verschiedener Standorte. Die im Vorhergehenden dargestellten Vorrichtungen zur Erhaltung des Wassers zeigen sich in ganz ähnlicher Ausbildung bei Xerophyten der verschiedensten Standorte, möge die Gefahr des Austrocknens durch physikalische Trockenheit, durch Kälte des Bodens, durch Reichtum des letzteren an gelösten Salzen oder Humussäuren oder durch Luftverdünnung bedingt sein. Dass es sich dabei nicht

um zufällige äussere Aehnlichkeiten handelt, das geht mit Sicherheit aus dem Umstande hervor, dass viele Xerophyten mit den verschiedensten physiologisch trockenen Standorten vorlieb nehmen, aber niemals auf die physikalisch oft viel ähnlicheren Standorte der Hygrophyten übergehen.

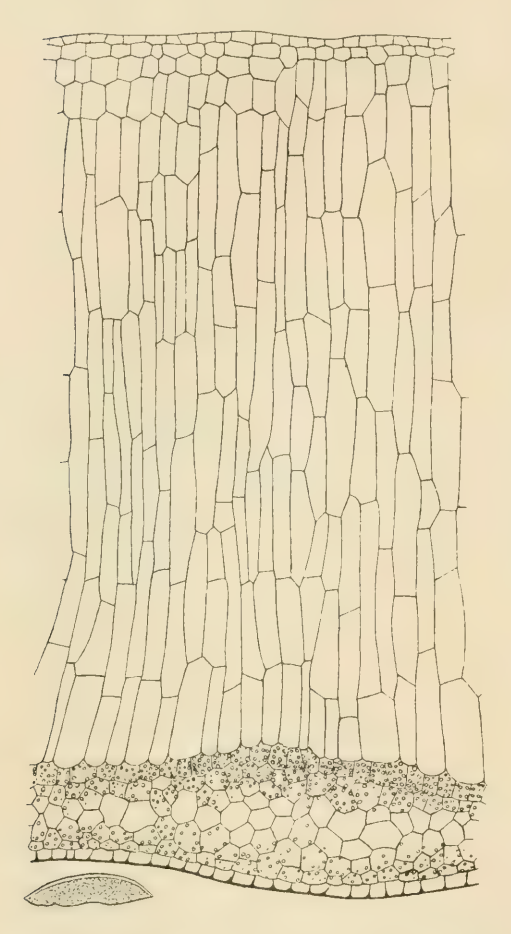


Fig. 16a. Xerophile Structur. Trockenes Substrat (Epiphyten). Querschnitte eines alternden Blattes einer Codonanthe sp. (Gesneriacee) mit mächtigem Wassergewebe. Ob. Vergr. 55, unten nat. Gr., umgek. n. d. Natur.

Sehr schön lässt sich solcher Standortwechsel in West-Java nachweisen. Der durch das Klima bedingte Vegetationscharakter ist hier ausgesprochen hygrophil; die Xerophyten sind auf eng begrenzte Standorte von sehr ungleichen physikalischen Bedingungen beschränkt. Solche sind nämlich:

1) Trockenes Lavagerölle und sonstige steinige Unterlagen (z. B. am Gunung Guntur).

2) Die Baumrinden (Epiphyten).

3) Der Meeresstrand, mit Einschluss der zur Ebbezeit überschwemmten Mangrove.

4) Die Solfataren, mit lehmigem, nassem, von Alaun und anderen löslichen Salzen imprägnirtem Boden.

5) Die alpinen Höhen mit ihrer verdünnten Atmosphäre und starken Bestrahlung.

Physikalisch mehr ungleiche Bedingungen als diejenigen, wie die Baumrinde im Urwalde, die Solfataren und die alpinen Höhen sie bieten, können kaum gedacht werden. Dennoch ist in West-Java die Vegetation dieser Standorte zum grossen Theile aus denselben Xerophytenarten zusammengesetzt, während letztere an anderen, physikalisch mehr ähnlichen, aber hygrophilen Standorten durchaus fehlen.

So wachsen z. B. Vaccinium polyanthum (Agapetes rosea Jungh.) Rhododendron javanicum und R. retusum als Epiphyten im Urwalde, als Bodenpflanzen in der baumlosen alpinen Region und in Solfataren; Ficus diversifolia ist Epiphyt im Urwald, Bodenstrauch in Solfataren; Vaccinium varingiaefolium, Gaultheria leucocarpa, Myrsine avenis, Tetranthera citrata bewohnen die baumlose alpine Region. Alle diese Gewächse sind mit ausgeprägten Xerophyten-Merkmalen versehen. Die gleiche Uebereinstimmung zwischen der Flora der Solfataren und derjenigen der viel höheren alpinen Region zeigt sich in Japan.

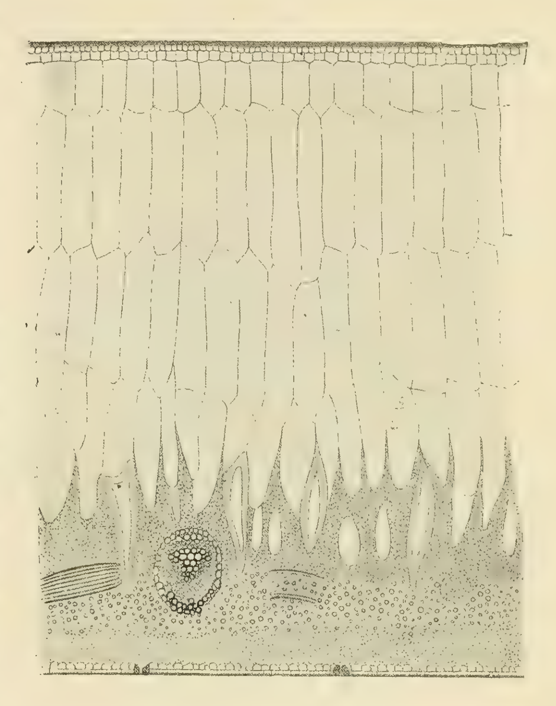


Fig. 17. Xerophile Structur. Flora des nassen Salzbodens. Rhizophora mucronata, aus der Mangrove Java's. Blattquerschnitt mit Wassergewebe. Vergr. 70.

Die Existenzbedingungen auf der Baumrinde in mässig warmen Bergurwäldern und auf dem heissen, sandigen, salzigen Seestrande sind noch weit ungleicher als in den eben erwähnten Fällen. Und doch giebt es wenigstens eine Pflanzenart, die an beiden Standorten und ausserdem in den Solfataren, sonst aber nirgendwo wächst, die strauchige Ficus diversifolia.

Endlich fand ich auf den trockenen, der Sonnengluth ausgesetzten Lavafeldern des Gunung Guntur, bei etwa 1000 m ü. M., das soeben erwähnte Rhododendron javanicum, sonst Epiphyt im Urwalde, Bodenbewohner nur in Solfataren und auf alpinen Höhen, mit sonst ebenfalls epiphytischen Orchideen und Farnen, die erste Vegetation bilden.

Ein so vielseitiger Standortswechsel der Xerophyten, wie auf Java, ist in anderen Gebieten noch nicht nachgewiesen worden, wohl aber nur, weil erst neuerdings der Begriff der Xerophilie zu einem physiologischen an Stelle eines physikalischen gemacht worden ist und weil man auf solche Erscheinungen meist wenig geachtet hat. Doch hatte bereits Battandier darauf aufmerksam gemacht, dass gewisse algierische Pflanzen nur die alpinen Gipfel des Atlas und den Meeresstrand bewohnen, daß gewisse ubiquitäre Pflanzen an beiden scheinbar so

ungleichen Standorten ganz ähnliche anomale Formen entwickeln und dass die Cultur von alpinen und littoralen Pflanzen in gewöhnlichem Boden des Tieflandes ähnliche Modificationen der Structur hervorruft.

Der xerophile Charakter der Vegetation in den Torfmooren ist bisher als eine unverständliche Anomalie dargestellt worden, und doch macht der reiche Gehalt des Bodens an Humussäuren denselben zu einer ebenso erklärlichen wie nothwendigen Existenzbedingung. Das Vorkommen von Kiefer- und Haidekraut einerseits auf trockenem Sande, andererseits auf feuchtem Torfe ist ebenso wenig auffallend, wie dasjenige von Ledum palustre, Vaccinium uliginosum und anderen Torfbewohnern auf trockenem kalten Boden in den Polarländern. Alle diese physikalisch so ungleichen Standorte sind für die Pflanzen trocken und daher zum Gedeihen von Xerophyten geeignet.

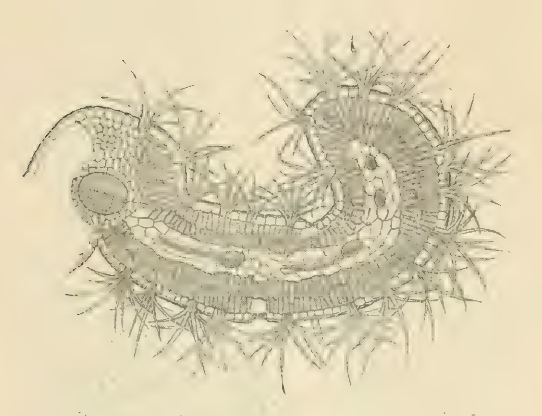


Fig. 18. Xerophile Structur. Trockenes Klima. Querschnitt durch das Blatt von Helianthemum Kahiricum mit starker Behaarung. Aegyptische Wüste. Vergr. 40. Nach Volkens.

Trotz aller erwähnten Uebereinstimmungen der Schutzmittel, trotz des vielfachen Austausches der Elemente, kurz trotz aller Aehnlichkeiten in der Vegetation der verschiedenartigen physiologisch trockenen Gebiete und Standorte, zeigt die genauere Prüfung derselben, dass gewisse Formen der Xerophilie durch bestimmte äussere Bedingungen begünstigt werden. Der Zusammenhang zwischen Structur und äusseren Factoren ist in solchen Fällen meist leicht begreiflich. So zeigen sich die Succulenten vornehmlich in warmen Gebieten und erreichen nur da bedeutende Dimensionen, sowohl in trockener wie in feuchter Luft (Wüsten, Strand, Epiphyten), während sie in Gebieten mit Winterkälte sowohl an Zahl wie an Grösse abnehmen; nur solche Arten scheinen tiefe Temperaturen längere Zeit zu ertragen, die im Winter stark zusammenschrumpfen. Ausgeprägte Reduction der transpirirenden Oberfläche, Dornbildung, reiche Behaarung zeigen sich vornehmlich in trockener Luft, während in feuchter Luft das Laub häufiger wohl ausgebildet und unbehaart ist.

Warme Gebiete mit langen Dürreperioden, wie tropische und

subtropische Wüsten sind durch den Besitz endochyler Succulenten ausgezeichnet, während peripherische Lage der Wasserspeicher auf häufigere, wenn auch schwache Wasserzufuhr hinweist, wie sie z. B. auf dem Meeresstrande und bei den Epiphyten feuchter Wälder statthat. Leicht bewegliche Fiederblätter deuten auf raschen Wechsel der äusseren Bedingungen, senkrecht gestellte Laubflächen auf starke Insolation hin. Das lederartige Laub der Sklerophyllen ist zwar in allen Xerophytenformationen vertreten, bevorzugt jedoch die mild temperirten Gebiete mit nassen Wintern und trockenen Sommern (Mediterranländer u. s. w.). Endlich soll, nach der Ansicht mehrerer Autoren, der noch nicht erwähnte dicht polsterartige Wuchs gewisser Pflanzen

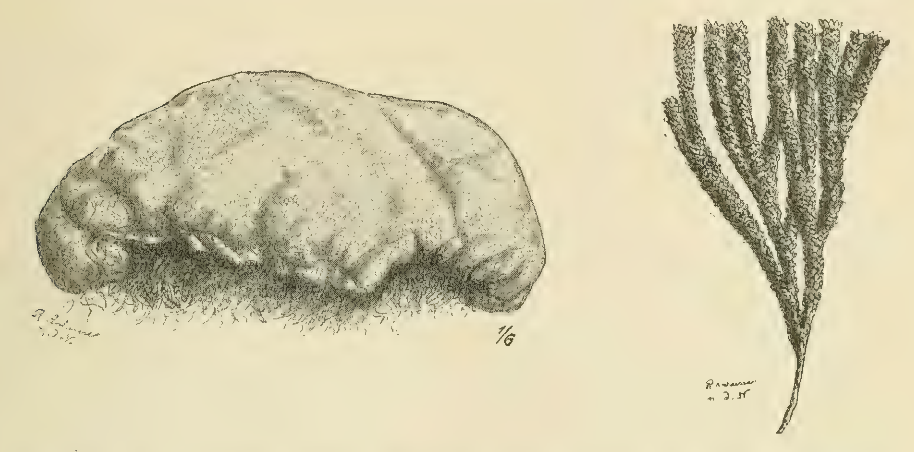


Fig. 19 u. 20. Xerophile Structur. Polsterform. Links: Raoulia mammillaris. Neu-Seeland. 1/6 natürlicher Gr. Rechts: Dionysia sp. Persisches Hochgeb. Bruchstück des Polsters in natürlicher Gr.

ebenfalls zu den Schutzmitteln gegen Trockenheit gehören; derselbe ist bei Phanerogamen auf Gebiete mit kalten oder doch kühlen, zeitweise nebeligen Klimaten beschränkt und zeigt sich vornehmlich im Hochgebirge. Eine harte Unterlage scheint ihn zu begünstigen, ist aber nicht nothwendige Voraussetzung, da Polsterpflanzen auch Wiesen und Moore bewohnen.

Solche Unterschiede verleihen den xerophilen Formationen manchmal eine ungleiche Physiognomie; sie sind aber nur quantitativ, nicht qualitativ, indem jede natürliche Xerophytenvereinigung die verschiedensten Typen, nur in ungleichem Verhältnisse der Mischung, aufweist. Hier sind z. B. die Succulenten, dort Dornsträucher mit Fiederblättern, dort Sklerophyllen oder stark behaarte Gewächse vorherrschend; andere Formen sind aber als Nebenbestandtheile stets vorhanden.

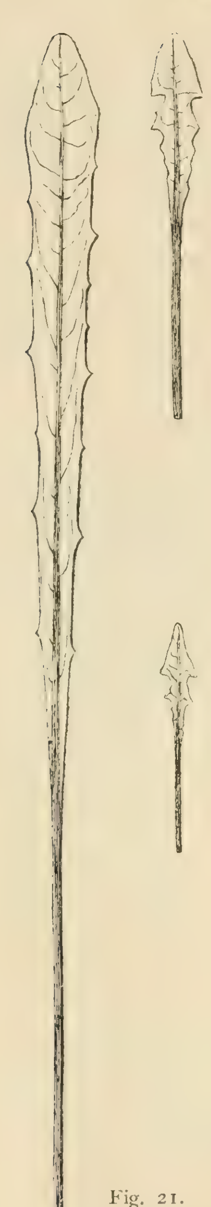


Fig. 21. Taraxacum officinale. Links (in Nat. ca. 60 cm lang) im absolut feuchten Raum. Rechts (12—15 cm l.) in mittlerer Feuchtigkeit. Nach Wiesner.

Die Hygrophyten.

Wiesner (III) cultivirte einige Pflanzen von theils mehr, theils weniger ausgeprägten xerophilen Eigenschaften, namentlich solche, die in der Natur grundständige Rosetten besitzen, im absolut feuchten Raume und erzielte, soweit die Versuchsobjekte nicht erkrankten, ganz wesentliche Abweichungen von der normalen Structur. Die Blätter erhielten aussergewöhnliche Dimensionen, die Rosetten wandelten sich, durch Streckung der Internodien, theilweise in Langsprosse um (Fig. 21).

Unter ähnlichen Bedingungen wurden in Versuchen Lothelier's schwach belaubte oder unbelaubte dornige Xerophyten zu reich belaubten, ganz oder nahezu dornlosen Pflanzen (Fig. 22).

Durch Cultur in sehr feuchter Luft erhalten die Xerophyten, soweit sie letztere ertragen, eine ganz abweichende, derjenigen der Hygrophyten sich nähernde Sructur.

Typische Hygrophyten haben schwache Wurzeln, langgestreckte Axen, grosse, dünne Laubflächen. Sie sind beinahe niemals dornig, indem die vegetativen Sprosse sämmtlich als Laubsprosse oder Blätter ausgebildet sind; sie können hingegen stachelig sein da Stacheln keine Reduction der transpirirenden Oberfläche bedeuten. Wie die äußere Configuration ist auch die innere Structur ganz vorwiegend auf Förderung der Wasserabgabe zugerichtet.

Schutzmittel gegen Wasserverlust pflegen allerdings nicht ganz zu fehlen. Die Hymenophylleen feuchter immergrüner Wälder vertrocknen zwar sehr schnell in trockener Luft und sind daher an eine stets dampfreiche Atmosphäre gebunden. Aehnliches gilt, wenn auch in minder hohem Grade, von anderen krautigen Gewächsen ähnlicher Standorte. Die baumartigen Hygrophyten hingegen befinden sich zeitweise in weniger feuchter Atmosphäre und werden theilweise durch die Sonnenstrahlen direkt getroffen, wodurch, sogar im dampfgesättigten Raume, die Transpiration bedeutend beschleunigt wird. Dem-

entsprechend besitzen manche hygrophile Holzgewächse, namentlich solche der Tropen,[1]) deutliche, wenn auch schwach ausgeprägte Schutzvorrichtungen gegen Wasserverlust, die denjenigen ähnlich sehen, welche, in starker Ausbildung, bei den Xerophyten vorkommen, wie eine wasserreiche Epidermis oder ein dünnes Wassergewebe, an den Sonnenblättern auch eine wohl ausgebildete Cuticula.

Durch die eben erwähnten Schutzmittel wird in den heissen Mittagsstunden zu grossem Wasserverlust der Palissaden entgegengewirkt; gleichzeitig sind die Spaltöffnungen geschlossen. Wie nothwendig solche zeitweilige Herabsetzung der Transpiration ist, zeigt das schlaffe Herabhängen des Laubes mancher tropischen Bäume und Sträucher in der Mittagssonne. Zu den anderen Tagesstunden oder bei bedecktem Himmel bleibt die stomatäre Transpiration, welche bei schwächerer Bestrahlung die cuticulare weit übertrifft, ganz unbehindert.[2])



Fig. 22. Ulex europaeus. *a* in gewöhnlicher, *b* in dampfgesättigter Luft. Nach Lothelier.

Die Gefahr zu grosser Transpiration ist bei den Hygrophyten, wo überhaupt vorhanden, auf wenige Stunden des Tages beschränkt und oft wochenlang nicht vorhanden; sie kann, im schlimmsten Falle, Welken des Laubes, aber nicht den Tod durch Austrocknen veranlassen. Die Gefahr der Stagnation des Transpirationsstromes bleibt vorherrschend und kommt in der Structur der Hygrophyten zu allererst zum Ausdruck.

Möglichste Ausbreitung der transpirirenden Oberfläche ist der allgemeinste Charakter der Hygrophyten. Wie gross ihre Bedeutung ist, wurde durch vergleichende Versuche Noll's mit einer grossblättrigen hygrophilen Pflanze, Aristolochia Sipho[3]) und einem kugeligen Echinocactus nachgewiesen. Es ergab sich, dass letzterer, bei gleichem Gewichte, eine 300mal kleinere transpirirende Oberfläche besitzt, als die

---

[1]) Haberlandt I.
[2]) Haberlandt I.
[3]) Dieselbe ist tropophil, zur Vegetationszeit also hygrophil.

Aristolochia. Käme nur die Grösse der freien Oberfläche in Betracht, so würde das Verhältniss der Transpiration beider Arten 1 : 300 betragen.



Fig. 23. Hygrophile Structur. Blatt von Ficus religiosa, mit Träufelspitze. Nach Stahl.

Die Cactaceen haben aber, ausser der kleinen Oberfläche, noch andere xerophile Eigenschaften (schwaches Intercellularsystem, dicke Cuticula etc.), die Aristolochia ist ihrerseits nicht bloss grossblätterig, sondern noch mit anderen Förderungsmitteln der Transpiration ausgerüstet (reiches Intercellularsystem, dünne Cuticula etc.); so erklärt es sich, dass das experimentell festgestellte Verhältniss der Transpiration nicht 1 : 300, sondern 1 : 6000 beträgt. Diese letzte Zahl giebt von den Vorrichtungen zur Regulirung der Transpiration eine klarere Vorstellung als jede Schilderung und stellt nicht einmal einen extremen Fall dar, denn, wenn die Cactaceen auch typische Xerophyten sind, so ist Aristolochia keineswegs ein ausgeprägter Hygrophyt.

Bei vielen Hygrophyten, namentlich solchen der feuchten tropischen Wälder, sind die dünnen Laubflächen in zweckentsprechender Weise gestaltet und modellirt. Grossem Regenreichthum entspricht vielfach eine lange „Träufelspitze", durch welche das Wasser schnell entfernt wird[1]) (Fig. 23). Pflanzen des tiefen feuchten Waldschattens, und solche, die, in der Nähe von Bächen wachsend, oft bespritzt werden, besitzen häufig eine sammetartige Oberfläche, auf welcher das Wasser sich capillar zu einer äusserst dünnen, schnell verdunstenden Schicht ausbreitet (Fig. 24).[2])

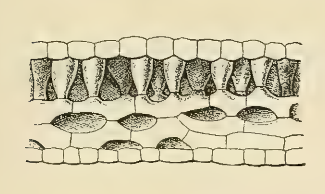


Fig. 24. Hygrophile Structur. Kegelpapillen der Blattoberseite von Begonia imperialis. Schwach vergr. Nach Stahl.

Die Bedeutung eines reichen luftführenden Intercellularsystems, wie es sich im Laube aller Hygrophyten vorfindet (Fig. 25, 25), für die Be-

[1]) Jungner und namentlich Stahl II.
[2]) Stahl IV.

schleunigung der Transpiration, ist augenscheinlich. Als Ausführungsgänge dienen sehr zahlreiche Spaltöffnungen, welche nicht, wie bei



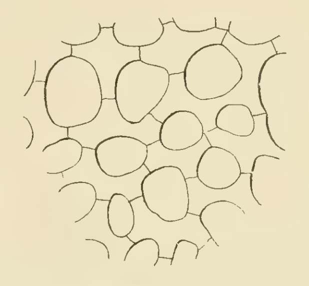


Fig. 25 und Fig. 26. Hygrophile Structur. Blatt von Fagus silvatica. Links: Querschnitt durch ein Schattenblatt. Rechts: Schwammparenchym eines Schattenblattes. Nach Stahl.

den Xerophyten, eingesenkt, sondern oberflächlich, manchmal sogar auf Kegeln sich befinden und jeder Schutzmittel entbehren.

Besonders charakteristisch ist für die Hygrophyten sehr feuchter Klimate der Besitz der Hydathoden (Fig. 27), der Organe zur Ausscheidung flüssigen Wassers, deren Verbreitung, Mannigfaltigkeit und grosse Bedeutung erst durch Haberlandt[1]) klargelegt wurde. Früh am Morgen erscheinen im feuchten Klima, namentlich in den Tropen, viele Pflanzen, Kräuter wie Bäume, von Wassertropfen derart bedeckt, dass nicht selten ein Sprühregen vom Laubdache des Waldes herabfällt.

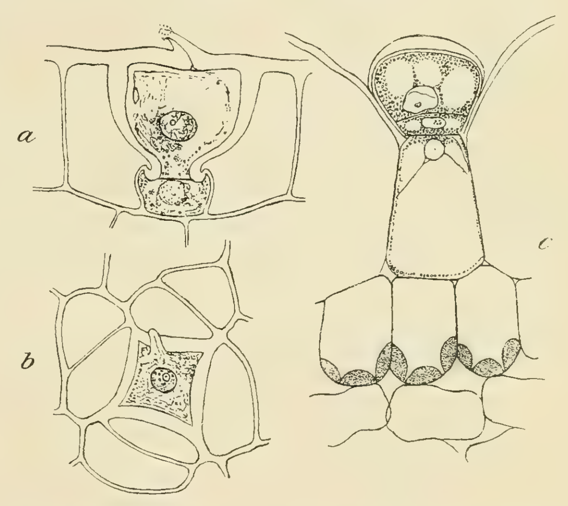


Fig. 27. Hygrophile Structur. *a* und *b* Hydathoden eines Laubblattes von Gonocaryum pyriforme. *c* Hydathoden von Peperomia exigua. Vergr. Nach Haberlandt.

Mit Unrecht hat man die Erscheinung auf Thaubildung zurückgeführt. Es handelt sich da vielmehr um Ausscheidungen der Hydathoden, deren Thätigkeit bei gehemmter Transpiration starke Steigerung erfährt, während sie in trockener Luft stille steht.

---

[1]) Haberlandt II. u. III.

Die Hydathoden sind Epidermalbildungen verschiedenster Art, bald einfacher, bei complicirter Structur, wie Haare, Drüsenzellen, Wasserspalten etc. Es sind theils active, den Schweissdrüsen vergleichbare Drüsen, bald passive Austrittsstellen zu einem einfachen Filtrationsprocess.

In sehr feuchten Gebieten sind die Hydathoden manchmal recht zahlreich. So fand Haberlandt auf der Blattoberseite von Gonocaryum pyriforme durchschnittlich 55, an der Unterseite 58 Hydathoden pro Quadratmillimeter.

Noch manche Erscheinungen im feineren Bau der Hygrophyten sind mit der Förderung der Wasserabgabe in Zusammenhang gebracht worden, so die rothen und silbernen Flecke von bunten Blättern etc. Experimente werden zeigen müssen, in wiefern die daran geknüpften scharfsinnigen und anregenden Deutungen den Thatsachen entsprechen[1]).

Die Tropophyten.

Die Vegetation von Gebieten mit abwechselnd feuchtem und trockenem oder kaltem Klima besitzt abwechselnd hygrophile und xerophile Eigenschaften; sie ist tropophil. Der Gleichwerthigkeit trockener und kalter Perioden in Bezug auf Wasserversorgung der Vegetation entsprechend sind in beiden Fällen ganz ähnliche Anpassungen zur Ausbildung gekommen.

Den meisten Tropophyten, sowie denjenigen des abwechselnd trockenen und feuchten als des abwechselnd kalten und warmen Klimas, ist die Opferung des grössten Theiles der transpirirenden Flächen bei Beginn der physiologisch trockenen Jahreszeit gemeinsam. Viele Kräuter gehen der Gesammtheit ihrer oberirdischen Glieder verlustig und ziehen sich auf die unterirdischen, wenig transpirirenden, zusammen. Andere behalten nur die dem Boden zunächst liegenden Laubsprosse, wie Rosetten u. dgl. Die meisten Holzgewächse werfen ihr Laub ab.

Die periodisch belaubten tropophilen Holzgewächse haben hygrophile Laubblätter; dagegen xerophile Axen und Knospen. Stämme und Aeste sind durch Borke oder dicke Korklagen, die Knospen durch harte, oft lackirte Schuppen gegen die Trockenheit geschützt. Bei immergrünen tropophilen Bäumen muss sich die Xerophilie auch auf das Laub erstrecken, da letzteres sonst in der trockenen, bezw. kalten Jahreszeit durch Wassermangel zu Grunde gehen würde. Solche Tropophyten sind daher, mit Ausnahme der jungen Sprosse, durchweg xerophil gebaut; sie unterscheiden sich aber dennoch durch ihre Lebensbedingungen von den Xerophyten. Beispiele dafür sind in unserer Flora z. B. Tanne

[1]) Man vergleiche Stahl's Arbeit über bunte Laubblätter.

und Fichte (nicht die wirklich xerophile Kiefer des trockenen Sandbodens), Stechpalme (Fig. 28), Preisselbeere, Heidekraut etc.

Die Abwechselung der sattgrünen und der graubraunen Farbentöne, der saftigen, dichten Laubmassen und des dürren, lockeren Geästes, wie sie die Abwechselung der hygrophilen und xerophilen Lebensweise hervorruft, verleiht den Tropophytengebieten, trotz physikalisch oft sehr ungleichem Klima, ein ähnliches Gegräge. Die tropische Ueppigkeit ist in den Tropen gar nicht allgemein; ausgedehnte Gebiete im Innern der Continente erinnern in der Physiognomie ihrer Vegetation, auch in der Regenzeit, mehr an Mitteleuropa als an die überwältigende Fülle der regenreichen Küstengebiete, und die trockene Zeit vollends ist einem deutschen Winter in ihrem Einfluss auf die Pflanzendecke gar nicht unähnlich. Andererseits besitzen manche extratropische Striche mit schwach ausgeprägter Winterkälte und reichen Niederschlägen, wie das westliche Neu-Seeland oder Süd-Chile, üppige, immergrüne, den tropischen ähnliche Wälder. Hier herrscht nämlich ein Hygrophytenklima.

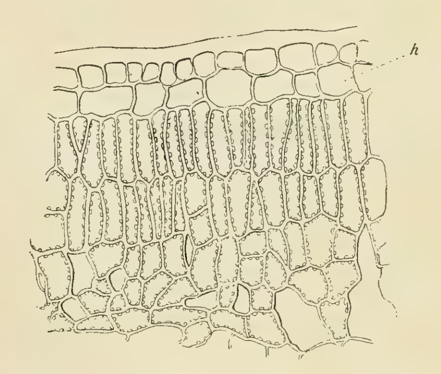


Fig. 28. Xerophile Structur im perennirenden Blatt einer tropophilen Planze: Ilex aquifolium. Nach Stahl.

Die periodische Entlaubung und Belaubung ist zwar für Tropophytengebiete besonders charakteristisch, weil erstere sehr vollständig, letztere sehr üppig zu sein pflegt; sie ist aber nicht auf dieselben beschränkt. Viele Xerophytengebiete besitzen wohl ausgeprägte Jahreszeiten, welche ebenfalls vom Abwerfen und Erneuern des Laubes begleitet sind; der periodische Wechsel ist aber weniger in die Augen fallend, theils weil die Zahl der immergrünen Holzgewächse grösser, theils weil die Dichtigkeit der Laubmasse geringer ist. Auch in manchen Hygrophytengebieten fehlt die Erscheinung nicht, doch handelt es sich hier in den meisten Fällen nur um ein Dünnerwerden, nicht um ein gänzliches Verschwinden des Laubes. Zudem ist die Erscheinung auf die Minderzahl der Bäume beschränkt, ausser in Gebieten, die, wie Ost-Java, klimatisch den Tropophytengebieten nahe stehen und einen Uebergang zu denselben bilden. Der Laubfall ist eine Anpassung an eine physiologisch trockene Periode. Es ist der Versuch gemacht worden, seinen Eintritt überall zu dem Beginn ungenügender Wasserzufuhr, sei es wegen Austrockung oder Erkaltung des Bodens, in ursächliche Beziehung zu bringen. So einleuchtend diese Erklärung a priori auch erscheint, so ist sie zur Zeit noch eine unbewiesene Hypothese.

2. Die Vegetationsorgane der Wasserpflanzen.[1])

Die ökologischen Bedingungen des Pflanzenlebens sind im flüssigen Wasser offenbar zum Theil andere als in der Luft, möge die letztere noch so reich an Wasserdampf sein. Die Wasserpflanzen zeigen in der That eine Reihe für sie charakteristischer Eigenthümlichkeiten, die mit den physikalischen Eigenschaften des Wassers als Flüssigkeit zusammenhängen. Andererseits jedoch kehren bei ihnen in schärferer Ausprägung manche Eigenschaften wieder, die auch durch sehr dampfreiche Luft hervorgerufen werden. Die chemische Identität des Wassers im flüssigen und gasförmigen Zustande macht sich in solchen Uebereinstimmungen geltend.

Manche der zufällig im Wasser sich entwickelnden Landpflanzen zeigen nur geringe Abweichungen von der normalen Structur, da letztere durch Erblichkeit zu sehr fixiert ist, um bereits in der ersten Generation neuen Einwirkungen zu weichen. Andere sind plastischer und erfahren sofort eine Reihe von Veränderungen, durch welche ihre Structur sich derjenigen echter Wasserpflanzen nähert. So fand H. Schenck am Rande eines ausgetretenen Teiches submerse Exemplare von Cardamine pratensis, welche folgende Abweichungen von der normalen Landform aufweisen: Die sonst sitzenden Stengelblätter waren langgestielt, ihre Zipfel schmäler, das Mesophyll war dünner und ohne Palissaden, die Rinde dicker, indem die Gefässbündel nach der Mitte gerückt waren (Fig. 29), die in der Landform reich entwickelten sklerotischen Elemente fehlten, die Aussenwand der Epidermis war stark verdünnt, die Gefässe hatten eine starke Reduction, die Intercellularen eine Förderung erfahren.

Zum grossen Theile sind diese Veränderungen denjenigen, die auch Wasserdampf hervorruft, sehr ähnlich. In sehr feuchter Luft tritt ebenfalls Verlängerung der Blattstiele, Schwinden der Wandverdickungen, Reduction der Gefässe und Palissaden, Zunahme der Luftlücken auf. Nur zwei nicht besonders hervortretende Eigenthümlichkeiten sind auf die flüssige Beschaffenheit des Wassers zurückzuführen: Das centripetale Rücken der Gefässbündel und die Verschmälerung der Blattsegmente. Hierin zeigt sich der erste Schritt der Umwandlung einer Luftpflanze in eine Wasserpflanze.

Die Cardamine scheint sich nicht als Wasserpflanze behaupten zu können. Dazu ist ihre Plasticität nicht gross genug. Andere Pflanzen, die sogenannten amphibischen, deren bekanntester Vertreter Polygonum amphibium ist, gedeihen in Luft und Wasser gleich gut, indem sie, dank einer hochgradigen Plasticität, dem jeweiligen Medium entsprechend modificirt werden.

[1]) H. Schenck, I—III. Goebel.

Die Phanerogamen und Pteridophyten, vielleicht auch die Moose der Gewässer sind aus solchen plastischen Landpflanzen entstanden, welche die Fähigkeit besassen, sich auch als Wasserpflanzen zu behaupten. Mit Ausnahme der wenigen amphibisch gebliebenen Arten verdankten sie später dieser Fähigkeit ihre Fortexistenz, indem sie durch die Concurrenz vom Lande verdrängt, eine Zuflucht im Wasser fanden, wo sie sich allmählich entsprechend modificirten und die Fähigkeit, auf dem Lande normal zu gedeihen, theilweise oder ganz einbüssten.

Die Richtungen, in welchen der modificirende Einfluss des Wassers sich vornehmlich geltend machte, sind folgende gewesen: Vergrösserung der freien Oberfläche der Sprosse durch Verlängerung oder Spaltung der Glieder, Unterdrückung oder Reduction der Wurzeln bezw. Umwandlung derselben (z. B. in Haftorgane), schwache Ausbildung der Cuticula, Fehlen oder Reduction der Spaltöffnungen, Rücken der Gefässbündel zu einem centralen Strange, periphere Lagerung des Chlorophyllapparats. In ruhigen Gewässern tritt ausserdem allgemein eine Reduction der mechanischen Elemente und Zunahme der luftführenden Intercellularen ein, die sich in solchem Maaße in stark bewegtem Wasser nicht zeigen, wo die relativ grosse Ausdehnung der Oberfläche ebenfalls weit weniger ausgeprägt ist.

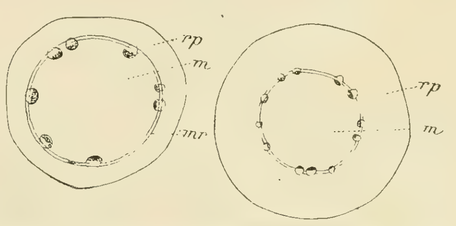


Fig. 29. Stengel von Cardamine pratensis. *A* Landform. *B* Wasserform. Schwach vergr. Nach H. Schenck.

Das Zweckentsprechende aller dieser Veränderungen liegt auf der Hand. Fraglich erscheint es nur, ob sie auf Zuchtwahl oder auf direkten Einfluss des Wassers zurückzuführen sind. Die erste Andeutung einiger derselben zeigt sich bei der zufällig im Wasser lebenden Cardamine, wo von Zuchtwahl nicht die Rede sein kann. Wahrscheinlich sind beide Gruppen von Einflüssen, die direkten und die indirekten, gleichzeitig wirksam gewesen.

Die Veränderungen, die das Leben im Wasser bei ursprünglichen Landflanzen hervorrief, sind nur zum Theil direkt auf das Wasser zurückzuführen. Im Uebrigen handelt es sich um andere Factoren des Pflanzenlebens, die durch das Wasser modificirt werden. Einige Eigenschaften der Wasserpflanzen sind auf die Schwächung des Lichtes zurückzuführen und zeigen sich dementsprechend bei Landpflanzen des tiefen Schattens wieder, so die periphere Lagerung des Chlorophyllapparats und vielleicht die starke Verlängerung im tiefen Wasser. Die

beträchtliche Ausdehnung der Oberfläche und der Reichthum an Luftcanälen in Geweben, wo sie bei Pflanzen des trockenen Landes constant fehlen (Rhizome, Wurzeln), ist auf die Gefahr des Sauerstoffmangels in Folge der langsamen Gasdiffusion im Wasser zurückzuführen; die Canäle leiten den bei der Assimilation gebildeten Sauerstoff in die nicht grünen Glieder hinein. Die Pflanzen sehr bewegten und daher luftreichen Wassers, wie die Podostemaceen der tropischen Wasserfälle und die grösseren Algen der Brandung zeichnen sich weder durch besonders grosse Oberfläche, noch durch den Besitz von Durchlüftungsvorrichtungen vor Landpflanzen aus. Diese Erscheinungen sollen an späteren Stellen Kap. IV und Dritter Th. V.) eingehender besprochen werden.



Fig. 30. Ranunculus fluitans. *1* Wasserform. 2 Landform. $^{2}/_{3}$ nat. Grösse.

Die übrigen Eigenschaften der Wasserpflanzen sind als direkte Wasserwirkungen zu betrachten. Drei derselben sind für das flüssige Wasser im Gegensatz zum Wasserdampf charakteristisch: Erstens die Verkümmerung, bezw. das Fehlen der Spaltöffnungen, welche die ihnen in der Luft zukommende Funktion des Gaswechsels nicht mehr verrichten, da die ganze Oberfläche Sauerstoff und Kohlensäure aufnimmt, bezw. ausscheidet und Transpiration nicht stattfindet, zweitens die centrale Lagerung der Gefässbündel, welche dem Bedürfnis nach Zugfestigkeit entspricht, endlich der Schleim, welcher junge Theile gegen Stoffverlust durch Diffusion schützt.[1]) Andere Eigenthümlichkeiten zeigen sich in schwächerem Maasse auch in feuchter Luft, nämlich die Reduction des Wurzelsystems, der Gefässe und Hautgewebe entsprechend der im Wasser fehlenden, in feuchter Luft geschwächten Transpiration, sowie

[1]) Schilling l. c.

die geringe Ausbildung der sklerotischen Elemente, welche sich übrigens nur in ruhigem Wasser und in ruhiger Luft zeigt.

Die grosse Plasticität, welche die Umwandlung von Landpflanzen in Wasserpflanzen ermöglichte, hat sich bis zu einem gewisses Grade von den Vorfahren auf die Nachkommen vererbt. Die meisten phanerogamischen und farnartigen Wasserpflanzen vermögen sich noch in Land-

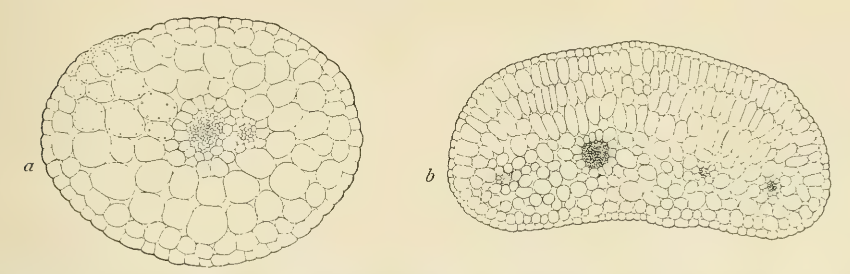


Fig. 31. Ranunculus fluitans. Querschnitt durch den Blattzipfel *a* der Wasserform (Vergr. 90), *b* der Landform (Vergr. 60). Nach H. Schenck.

formen umzuwandeln, welche sich in ihrer Structur gewöhnlichen Landpflanzen nähern (Fig. 30). Kürzere Sprosse, weniger zertheilte Blätter, Palissadenparenchym, Spaltöffnungen, eine wohl ausgebildete Cuticula, centripetale Anordnung des Chlorophyllapparats zeichnen solche Luftformen vor den Wasserformen aus. Doch sind manche der im normalen Wasserleben erworbenen Eigenschaften erblich geworden, wie die centrale Lagerung der Gefässbündel. Ueberhaupt zeigt die ganze Structur in unverkennbarer Weise, dass man etwas umgeprägte Wasserpflanzen vor sich hat. Solche Flüchtlinge der Gewässer bleiben meist kümmerlich und kommen nicht oder selten zur Blüthe, im Gegensatz zu den echten amphibischen Gewächsen, bei welchen gerade die Landform häufiger geschlechtliche Thätigkeit entwickelt als die Wasserform.

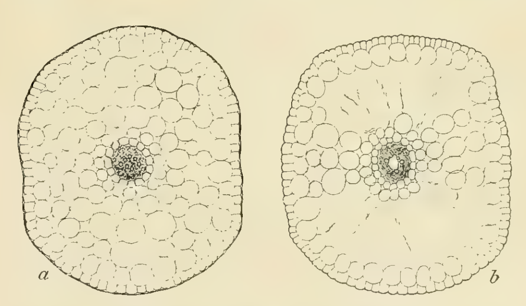


Fig. 32. Callitriche stagnalis. Stammquerschnitt. *a* Landform. *b* Wasserform. Nach Schenck. Vergr. 67.

Die zu Wasserpflanzen gewordenen Landpflanzen bilden nur einen geringen Bruchtheil der gesammten Wasserflora. Die im Vorhergehenden nicht berücksichtigten Algen, welchen die maassgebende Rolle in der Vegetation der Gewässer zukommt, sind echte Wasserpflanzen,

deren Ancestralformen stets das Wasser bewohnt haben. Auch die wenigen Luftalgen zeigen sich in höherem Grade vom flüssigen Wasser abhängig als echte Landpflanzen. Diese Eigenschaften machen die Algen weniger geeignet, den Unterschied zwischen Wasser- und Landpflanzen klarzustellen, als die höher organisirten Gewächse.

3. Das Wasser und die Reproduction.[1])

Reiche Wasserzufuhr begünstigt im Allgemeinen die Entwickelung der Vegetationsorgane, Wasserentziehung bedingt deren Reduction. Umgekehrt wird gewöhnlich die Bildung der Sexualorgane durch grosse Feuchtigkeit gehemmt, durch Trockenheit gefördert.

Diese praktisch schon längst festgestellte Erkenntniss hat verschiedene gärtnerische Kunstgriffe zur Hervorbringung reicher Blütenbildung herbeigeführt. Dahin gehört z. B. das Verfahren des Wurzelschnittes, bei welchem ein Graben um die Pflanze herumgezogen und der blossgelegte Teil des Wurzelsystems abgeschnitten wird. Um auf Ceylon den Weinstock zum Blühen zu veranlassen, werden die Wurzeln eine Zeit lang teilweise blossgelegt. Cereus und andere Cacteen erzeugen viel reichere Blüten, nachdem sie eine Zeit lang stark zusammengeschrumpft gewesen sind, als nach ununterbrochen gebliebener Turgescenz. Viele Pflanzen, z. B, gewisse Juncusarten, kommen nur auf relativ trockenem Boden zur Blüthe.

Gehemmte Leitung des Wassers in den Gefässen führt zu ähnlichen Ergebnissen. Wird ein Zweig des Kaffeestrauches abgebrochen, so dass er nur noch durch einen Theil des Holzkörpers mit dem Hauptaste zusammenhängt, so erzeugt er mehr Blüthen und später mehr Früchte als ein unversehrt gebliebener.[2]) Serehkrankes Zuckerrohr, dessen Gefässe durch Leim verstopft sind, blüth regelmäßig nach kurzer Zeit.

Moebius hat der Folge des Einflusses der Feuchtigkeit auf die Sexualsphäre einige lehrreiche Versuche gewidmet. Er cultivirte Topfexemplare von Phalaris canariensis, Borago officinalis und Andropogon Ischaemum bei theils reicher, theils eben nur hinreichender Bewässerung. Ueberall zeigte sich die Blüthenbildung durch Trockenheit in auffallender Weise gefördert. Die nass gehaltenen Pflanzen hatten sogar, während der Dauer des Versuches, zum grössten Theile gar keine Blüthen erzeugt.

In dieselbe Gruppe von Erscheinungen gehört auch die Beobachtung

[1]) Reiche Litteraturnachweise bei Sorauer, Pflanzenkrankheiten Bd: I und Moebius l. c.

[2]) Ernst nach Moebius l. c.

Wiesner's, nach welcher, im dampfgesättigten Raume, Capsella bursa pastoris nur spärliche und kümmerliche, Taraxacum sogar keine Blüthen erzeugte, während die vegetativen Sprosse beider Pflanzen sich ausserordentlich üppig entwickelten.

Besonders instructiv sind endlich die Wasserpflanzen. Zum grössten Theile bleiben die Wasserphanerogamen blüthenlos, wenn zu grosse Tiefe des Wassers das Emportauchen der fertilen Sprosse verhindert. So bleiben im ganz untergetauchten Zustande Alisma Plantago, Sagittaria, Isnardia, Hippuris, Elatine Alsinastrum, Littorella etc. stets steril. Manche Arten von amphibischer Lebensweise wie Marsilea, Pilularia entwickeln ihre Sporangien nur oder doch ganz vorwiegend an den Landformen. Subularia aquatica ist untergetaucht kleistogamisch.

Vegetative Vermehrung findet hingegen bei Wasserpflanzen in ausgiebigster Weise statt. So wurden durch die Weiterentwickelung abgerissener Zweige unsere Gewässer von der Wasserpest, Elodea canadensis, nach wenigen Jahren überwuchert.

Die bei weitem grösste Klasse der Wasserpflanzen, nämlich diejenige der Algen, vollzieht allerdings ihre geschlechtliche und ungeschlechtliche Vermehrung unter Wasser. Es sind das Gewächse, deren Ancestralformen bereits Wasserpflanzen waren und dem Einfluss der Trockenheit stets entrückt geblieben sind. Jedoch ist auch bei einigen Algen mehr amphibischer Lebensweise ein fördernder Einfluss der Trockenheit auf die geschlechtliche Vermehrung nachgewiesen worden, so durch Klebs für Vaucheria.

Diejenigen Wasserpflanzen, die von Festlandformen abstammen, wie die Phanerogamen und höheren Kryptogamen, haben sich zwar für ihre vegetative Thätigkeit dem Wasser vollkommen angepasst; hingegen sind sie, mit wenigen Ausnahmen, in der sexuellen Sphäre Luftpflanzen geblieben und diese Abhängigkeit hat sogar wunderbare Anpassungen hervorgerufen, wie die überall geschilderte und sogar dichterisch verwerthete Bestäubung der Vallisneria spiralis. Nur wenige Formen, wie Ceratophyllum, Najas, Isoetes, einige Moose und namentlich die Seegräser durchlaufen sämmtliche Stadien ihrer Entwickelung unter Wasser, wodurch Anpassungen auf das letztere hervorgerufen wurden.

Manche Pflanzen, welche auch unter Wasser ihre Geschlechtsorgane entwickeln, sind in seichtem Wasser fertil, dagegen in tiefem Wasser, bei üppiger vegetativer Entwickelung steril, z. B. Potamogeton rufescens, verschiedene Podostemaceen, Isoëtes etc. Es dürfte sich in diesen Fällen um Lichtwirkungen handeln, da die Bildung der meisten Blüthen in schwachem Lichte unterbleibt (vgl. Kap. III).

Auch strömende Bewegung des Wassers wirkt hemmend auf die Bildung der Blüthen, z. B. bei Potamogeton pectinatus. Nach Versuchen von Klebs mit verschiedenen Algen erscheint es ausgeschlossen,

dass es sich in diesem Falle um eine Wirkung der Lichtschwächung, bedingt durch die Luftblasen, handle. Die Ursache dieser Erscheinung ist zur Zeit nicht aufgeklärt.

4. Das Wasser und die Samenverbreitung.

Die Pflanzenarten der Gewässer und ihrer Ufer besitzen häufig im Bau ihrer Früchte oder Samen Vorrichtungen, durch welche ein längeres Schwimmen und dadurch die Verbreitung durch die Wasserströmungen ermöglicht werden. In hochgradig angepassten Fällen besitzen solche Früchte oder Samen besondere Schwimmorgane, selten in der Form einer von wasserdichter Wand umgebenen Schwimmblase (Morinda citrifolia, Fig. 33), weit häufiger in derjenigen eines als dicke Hülle ausgebildeten Schwimmgewebes, dessen Zellen lufthaltig sind und ausserdem oft Luftlücken zwischen sich lassen (z. B. Früchte von Cocos nucifera, Cerbera Odollam, Barringtonia speciosa, Terminalia Catappa, Fig. 34, Calophyllum Inophyllum, Fig. 35, Samen von Cycas circinalis etc.). Allerdings entbehren manche Schwimmfrüchte und -Samen, darunter einzelne, die sich sehr lange auf dem Wasser halten (Heritiera littoralis etc.), besonderer Anpassung, und verdanken ihr leichtes specifisches Gewicht einem luftführenden und wasserdichten Raume zwischen Fruchtschale und Samen oder Samenschale und Samenkern, ähnlich wie manche Früchte und Samen des Binnenlandes, die in keiner Weise in Beziehung zum Wasser stehen.[1]).

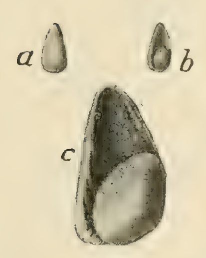


Fig. 33. *a* Stein von Morinda umbellata. Nicht schwimmend. *b*) Stein von M. citrifolia, mit Schwimmblase. *c* ebensolcher, vergrössert.

Die mit andauernder Schwimmfähigkeit ausgerüsteten Früchte oder Samen zeigen sich namentlich in der Flora des Meeresstrandes, in erster Linie an tropischen Küsten, wo sie oft bedeutende Grösse erreichen und innerhalb der wenigen angegebenen Typen reiche Mannigfaltigkeit entfalten.

Die grosse Bedeutung der Meeresströmungen für die Samenverbreitung wurde in der That zuerst an tropischen Früchten und Samen erkannt, so bereits von Linné, welcher auf dem Strande Norwegens solche fand, die der tropisch-amerikanischen Flora angehörten und offenbar durch den Golfstrom von den Antillen gebracht worden waren. Später wurde durch Beobachtungen von Hemsley, Treub,

[1]) Zahlreiche Abbildungen von Schwimmfrüchten und Schwimmsamen in meinem citirten Werke, Taf. VII.

Guppy und mir im indischen und pacifischen Ocean die grosse Bedeutung der Meeresströmungen für die pflanzliche Besiedelung von Küsten und Inseln nachgewiesen. Von dem Aussehen der vom Meere ausgeworfenen Früchte und Samen, wie ich sie namentlich am Strande bei Tjilatjap in Süd-Java fand, habe ich an Ort und Stelle folgende Schilderung geschrieben:

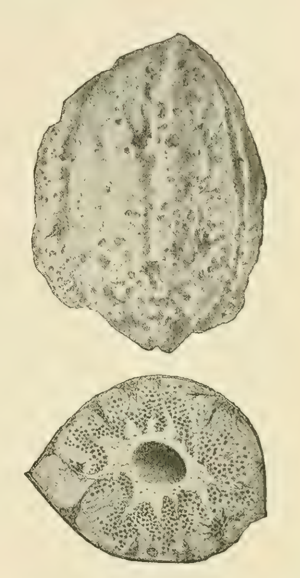


Fig. 34. Frucht von Terminalia Katappa aus der Drift. Nat. Gr.

„Der breite sandige Strand ist völlig vegetationslos und beinahe nackt; ausser einigen vor Kurzem von der Brandung ausgeworfenen Früchten, Muscheln, von der Krakataueruption herrührenden Bimsteinfragmenten, ist derselbe nur von den Fruchtständen des Spinifex squarrosus bestreut, die theils vor dem Winde ihre tanzend rollende Bewegung ausführen, theils kurz geschoren im Sande halb vergraben liegen. Hinter dem Strande erheben sich, unter scharfem Winkel aufsteigend, niedere Dünen, die ganz von bläulichem Spinifex bewachsen sind. Am Fusse dieser Dünen liegen, durch den Wind oder hohe Seen dahin geschoben, die Driftauswürfe,[1]) in Form langer, scharf begrenzter Streifen, sonst im Aussehen Misthaufen vergleichbar, auf welchen allerhand Pflanzen gekeimt wären. Die Auswürfe bestehen hauptsächlich aus bräunlichen, theils krautigen, theils holzigen Fragmenten verschiedener, mit Ausnahme des Spinifex, schwer zu identificirender Gewächse, aus Bimsteingeröllen, Korallen, Muscheln, endlich aus den Früchten und Samen, die da, wo die Drifthaufen grössere Dicke besitzen, zum Theil in Keimung begriffen sind und dieselben mit einem frischgrünen Rasen überziehen. Diese Früchte und Samen rühren zum grossen Theil von Pflanzen her, die man in der näheren Umgebung vergeblich suchen würde; einige dürften allerdings von der benachbarten Insel Noesa Kambangan herrühren, woher die anderen, vermag ich nicht anzugeben.

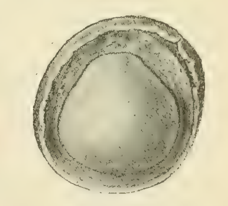


Fig. 35. Fruchtstein von Calophyllum inophyllum. Geöffnet und das Schwimmgewebe zeigend. Nat. Gr.

Manche der Früchte sehen beinahe so frisch aus, als wären sie eben vom Baume gefallen, so diejenigen von Barringtonia speciosa. Andere dagegen tragen die Spuren einer langen Reise und sind manchmal bis zur Unkenntlichkeit abgerieben; ihre Schalen sind von Serpicula überzogen, oder siebartig durchbohrt, oder von einer Cirrhipediencolonie bewohnt; manchmal sind sie von Thieren ausgehöhlt worden (Carapa, Cocos).

---

[1]) Die Engländer bezeichnen die Gesammtheit der Meeresauswürfe als Drift; letztere Bezeichnung ist auch in der deutschen Literatur gebräuchlich, sie würde jedoch zweckmässig durch eine deutsche ersetzt werden.

Unter allen diesen Früchten herrschen diejenigen von Heritiera littoralis vor, die wegen ihrer Grösse auch gleich in die Augen fallen. Massenhaft sind ferner die grossen Früchte von Cerbera Odollam, ihrer grünen Schale ganz, ihres Parenchyms teilweise beraubt und die überaus zähe Faserhülle, welche das für Wasser schwer durchdringliche Endocarp (hier das Schwimmgewebe) umgibt, entblösst zeigen. Ferner fallen in die Augen Cocosnüsse, nur noch von Resten ihrer Faserhülle bedeckt, seitlich meist mit einem rundlichen Loche versehen, durch welches ein mir unbekanntes Thier sich den Genuss des stets ganz verschwundenen Samens verschaffte. Häufig sind auch die gerippten Früchte von Nipa fruticans; die runzeligen oder auf den dreispaltigen Stein reducirten eines Canarium; die grossen mitraförmigen der Barringtonia speciosa, nebst den länglichen der Barringtonia excelsa und den viel kleineren, einer nicht näher bestimmten dritten Art; die bootförmigen Steine von Terminalia Katappa (Fig. 34), häufig stark abgerieben und, in der dicken Schale, von allerhand thierischen Organismen, namentlich Cirrhipedien bewohnt; die gleichsam aus Flaschenkork herausgeschnittenen unregelmässig eckigen Samen von Carapa obovata, deren Schale ebenfalls perforirt oder gleichsam angefressen zu sein pflegt; die grossen eckigen Samen von Pangium edule; die kugeligen Steine von Calophyllum inophyllum (Fig. 35); die Früchte verschiedener Pandani; die Hülsen von Pongamia glabra; diejenigen von Cynometra cauliflora; die grauen, unregelmässig rundlichen Samen von Caesalpinia Bonducella; die flachen, dunkeln einer Dioclea; die länglichen von Erythrina-Arten; Keimlinge einer Bruguiera. Bei genauerer Untersuchung findet man noch eine Anzahl kleiner Früchte und Samen, so namentlich die Steine von Lumnitzera racemosa oder coccinea, diejenigen von Scyphiphora, die Samen von Ipomoea pes caprae.

In der Mehrzahl der Fälle sind, auch in abgeriebenen Früchten, die Samen ganz gesund und viele sind anscheinend in Keimung begriffen; dabei zeigt sich ein auffallender Unterschied zwischen den einzelnen Arten, der wohl in erster Linie auf die Dauer der Keimfähigkeit zurückzuführen ist. Junge Cocospalmen, Eichen, Canarien findet man gar nicht, Keimlinge von Heritiera, im Verhältniss zur enormen Menge der angeschwemmten Früchte, wenige. Etwas häufiger sind die Keimpflanzen von Barringtonia speciosa und B. sp., viel zahlreicher diejenigen von Calophyllum inophyllum, Cerbera Odollam, Carapa, am gewöhnlichsten aber diejenigen von Ipomoea pes caprae und verschiedener Leguminosen. Aber auch Keimpflanzen von Arten, deren nicht keimende Samen ich überhaupt nicht fand, zeigen sich in grosser Anzahl, namentlich Ricinus communis und verschiedene andere Euphorbiaceen.“

Die Flora des Meeresstrandes weist einen ausnehmend hohen Procentsatz weitverbreiteter, oft innerhalb der betreffenden Klimazone kosmopolitischer Arten auf, welche ihre grossen Areale, wie das Vorkommen ihrer Keimlinge in den Driftauswürfen und Versuche über die Dauer der Schwimm- und Keimfähigkeit der Driftsamen gezeigt haben, offenbar den Meeresstörungen verdanken.

Versuche, die ich über die Dauer der Schwimmfähigkeit der Samen verschiedener malayischer Strandpflanzen auf $3^1/_2$ procentigem Salzwasser anstellte,

mussten unterbrochen werden, bevor die Objekte sämmtlich gesunken waren. Samen von Suriana maritima schwammen seit 143 Tagen, solche von Hibiscus tiliaceus seit 121 Tagen. Andere Samen oder Schliessfrüchte hatten zwischen 10 und 70 Tagen geschwommen und waren dann auf den Boden gesunken. In Versuchen von Guppy in Buitenzorg, welche schon nach 53 Tagen unterbrochen werden mussten, wurde bei einem beträchtlichen Theile der Samen die Keimfähigkeit nach 40—53 Tagen unverändert gefunden.

Die Verbreitung von Strandpflanzenarten durch Meeresströmungen hat nicht bloss in früheren Zeiten maassgebende Bedeutung für die Besiedelung von Küsten und Inseln gehabt, sondern sie findet gegenwärtig noch statt, wie es Treub, der die in Folge der bekannten Eruption völlig pflanzenleer gewordenen Inseln der Krakataugruppe nicht ganz drei Jahre später besuchte, bestimmt nachweisen konnte. Zahlreiche Driftsamen lagen da auf dem Strande und manche offenbar aus solchen Samen entstandene Pflanzen hatten sich bereits angesiedelt und bildeten den Anfang einer ähnlich zusammengesetzten Strandflora, wie sie den in dieser Hinsicht völlig mit einander übereinstimmenden Inseln des malayischen Archipels zukommt.

Literatur.

1. Vegetationsorgane der Landpflanzen.

Altenkirch, G. Studien über die Verdunstungserscheinungen in der trockenen Geröllflora Sachsens. Engler's Botan. Jahr. Bd. XVIII. 1894.

Areschoug, F. W. C. Der Einfluss des Klimas auf die Organisation der Pflanzen, insbesondere auf die anatomische Struktur der Blattorgane. Engler's Botan. Jahrbücher für Systematik. Bd. II. 1881.

Börgesen, F. Anatomie des feuilles des plantes arctiques. Journal de botanique 1895.

Brick, C. Beiträge zur Biologie und vergleichenden Anatomie der baltischen Strandgewächse. Schriften der naturf. Gesellsch. zu Danzig. Neue Folge. Bd. 7.

Burgerstein, Al. Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Transpiration der Pflanzen. XII. Jahresbericht des Leopoldstädter C. R. und Obergymnasiums zu Wien. Wien 1876.

Dombois, E. Einfluss der geringeren oder grösseren Feuchtigkeit der Standorte der Pflanzen auf deren Behaarung. Inaug.-Diss. Saarbrücken 1887. (Ref. Botan. Centralbl. 1889.

Eberdt, O. Ueber das Palissadenparenchym. Berichte d. deutschen botan. Gesellschaft. Bd. VI. 1888.

Ernst, Botan. Zeitung 1876 p. 33—41.

Gain, Ed. Action de l'eau du sol sur la végétation. Revue générale de botanique. 1895.

Géneau de Lamarlière, L. Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et au soleil. Revue générale de botanique. Tome 7. S. 481.

Haberlandt, H. I. Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt. (I) Ueber die Transpiration einiger Tropenpflanzen. Sitzb. d. k. Ak. in Wien. Bd. CI. Abth. I. 1892.

— II. Bd. (II) Ueber wassersecernirende und -absorbirende Organe. (1. Abhandl.) Ibid. Bd. CIII. Abth. I. 1894.

— III. Bd. (III) Ueber wassersecernirende und -absorbirende Organe. (2 Abhandl.) Ibid. Bd. CIV. Abth. I. 1895.

Hackel, E. Ueber einige Eigenthümlichkeiten der Gräser trockener Klimate. Verh. der zool.-botan. Gesellsch. Wien 1891.

Heinricher, E. Ueber einige im Laube dicotyler Pflanzen auf trockenen Standorten auftretende Einrichtungen, welche muthmaasslich eine ausreichende Wasserversorgung des Blattmesophylls bezwecken. Botan. Centralbl.. 1885.

Henslow, G. The origin of plant-structures by self-adaptation to the environment, exemplified by desert or xerophilous plants. Journ. Linn. Society. Botany. Vol. XXX. 1894.

Höhnel, F. v. Ueber die Wasserverbrauchsmengen unserer Forstbäume mit Beziehung auf die forstlich-meteorologischen Verhältnisse. Wollny's Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik Bd. II, Heft 4.

Jungner, J. R. Anpassungen der Pflanzen an das Klima in den Gegenden der regnerischen Kamerungebirge. Botan. Centralbl. 1891. Bd. XLVII.

Kihlman, A. O. Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland. Acta. soc. pro Fauna et Flora fennica Bd. VI. 1890.

Kohl, G. Die Transpiration der Pflanzen.

Krüger, P. Die oberirdischen Organe der Orchideen in ihren Beziehungen zu Klima und Standort. Flora 1883.

Lesage, P. I. Recherches experimentales sur les modifikations des feuilles chez les plantes maritimes. Revue générale de botanique. Tome II. 1890.

— II. Sur les rapports des palissades dans les feuilles avec la transpiration. Comptes rendus de l'Acad. des sciences de Paris. Bd. CXVIII. 1894.

Lothelier. Recherches sur les plantes à piquants. Revue générale de botanique. Tome V.

Noll, Fr. Vorlesungsnotiz zur Biologie der Succulenten. Flora 1893.

Pfitzer, E. Beiträge zur Kenntniss der Hautgewebe der Pflanzen. Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. VII u. VIII. 1870 u. 1872.

Sachs, J. I. Das Erfrieren von Pflanzen bei Temperaturen über 0°. Botan. Zeitung. Bd. XVIII. 1860.

— II. Ueber den Einfluss der chemischen und physikalischen Beschaffenheit des Bodens auf die Transpiration. Botan. Zeitung 1860.

— III. Ueber den Einfluss der Lufttemperatur und des Tageslichtes auf die stündlichen und täglichen Aenderungen des Längenwachsthums (Streckung) der Internodien. Arbeiten des botan. Instituts zu Würzburg. Bd. II. 1872. (Ges. Abhandl. Bd. II, S. 677.)

Schimper, A. F. W. I. Ueber Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration, vornehmlich in der Flora Java's. Monatsber. der Berliner Akademie d. Wissenschaften. Bd. VII. 1890.

— II. Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze. Flora 1890.

Schimper, A. F. W. III. Die epiphytische Vegetation Amerika's Botan. Mittheil. aus den Tropen. Heft II.

— IV. Die indo-malayische Strandflora. Ibid. Heft III.

Schröder, G. Ueber die Austrocknungsfähigkeit der Pflanze. Unters. a. d. Botan. Instit. Tübingen. Bd. II. 1886.

Schwarz, Fr. Die Wurzelhaare der Pflanzen. Untersuchungen aus dem Botanischen Institut zu Tübingen. Bd. I.

Stahl, E. I. Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jenaische Zeitschr. für Naturw. Bd. 16. 1883.

— II. Regenfall und Blattgestalt. Ein Beitrag zur Pflanzenbiologie. Annales du jardin botanique de Buitenzorg. Vol. XI. 1893.

— III. Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Botan. Zeit. 1894.

— IV. Ueber bunte Laubblätter. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg. Bd. XIII. 1896.

Tschirch, A. I. Ueber einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort etc. Halle 1881.

— II. Beiträge zur Anatomie und dem Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. XVII. 1882.

Vesque, J, I. Etudes microphysiologiques sur les réservoirs d'eau des plantes. S.-A. aus Annales agronomiques. 2 Theile. (Jahr?)

— II. Influence de la température du sol sur l'absorption de l'eau par les racines. Ann. d. sciences natur. Botanique. 6e série. I. VI. 1878.

— III. Essai d'une étude monographique et descriptive de la tribu des Capparidées. Annales des sciences nat. Botanique. VIe sér. Tome XIII. 1882.

Vesque, J. et Ch. Viet. De l'influence du milieu sur la structure anatomique des végétaux. Annales des sciences naturelles. 6e série. Tome XII.

Volkens, G. I. Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane. Jahrb. des k. botan. Gartens zu Berlin. Bd. III. 1884.

— II. Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin 1887.

— III. Ueber Pflanzen mit lackirten Blättern. Ber. der botan. Gesellsch. 1890.

Wagner, A. Zur Kenntnis des Blattbaues der Alpenpflanzen und dessen biolog. Bedeutung. Sitzungsber. d. Wiener Ak. Bd. CI. Abth. I. 1892.

Westermaier, M. Ueber Bau und Function des pflanzlichen Hautgewebes. Jahrb. für wiss. Botanik. Bd. XIV. 1884.

Wiesner und Pacher. Ueber die Transpiration entlaubter Zweige und des Stammes der Rosskastanie. Oesterr. botan. Zeitschrift. 1875.

Wiesner, J, I. Grundversuche über den Einfluss der Luftbewegung auf die Transpiration der Pflanzen. Sitzb. der Kais. Akad. der Wiss. Abth. 1. Bd. XCVI. 1887.

— II. Der absteigende Wasserstrom und dessen physiologische Bedeutung. Botanische Zeitung. 1889.

— III. Formänderungen von Pflanzen bei Cultur im absolut feuchten Raume und im Dunkeln. Ber. d. deutschen botan. Gesellschaft. 1891.

— IV. Ueber ombrophile und ombrophobe Pflanzenorgane. Sitzb. d. K. Akademie zu Wien. Bd. 102. Abth. 1. 1893.

— V. Ueber den vorherrschend ombrophilen Charakter des Laubes der Tropengewächse. Sitzb. der k. k. Akad. zu Wien. Bd. 103. 1. Abth. 1894.

2. Die Vegetationsorgane der Wasserpflanzen.

Askenasy, E. Ueber den Einfluss des Wachsthumsmediums auf die Gestalt der Pflanzen. Botan. Zeitung. 1870.

Constantin. I. Recherches sur la structure de la tige des plantes aquatiques. Ann. d. sc. nat. Botanique. VI[e] sér. I. 19.

— II. Études sur les feuilles des plantes aquatiques. Ibid. VII[e] sér. Bd. III. 1886.

— III. Influence du milieu aquatique sur les stomates. Bullet. de la société botan. de France. Bd. XXXII. 1893.

— IV. Observations critiques sur l'épiderme des feuilles des végétaux aquatiques. Bulletin de la Société botanique de France. Bd. XXXII. 1885.

Goebel, K. Pflanzenbiologische Schilderungen. Zweiter Theil. Marburg 1881. VI. Wasserpflanzen.

Karsten, G. Ueber die Entwickelung der Schwimmblätter bei einigen Wasserpflanzen. Botan. Zeitung. 1888.

Sauvageau, C. I. Observation sur la structure des feuilles des plantes aquatiques. Journal de botanique. 1890.

— II. Sur la structure de la feuille des genres Halodule et Phyllospadix. Ibid. 1890.

— III. Sur la feuille des Hydrocharidées marines. Ibid. 1890.

— IV. Sur une particularité de structure des plantes aquatiques. Comptes rendus de l'Acad. d. sciences de Paris. 1890.

Schenck, H. I. Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886.

— II. Ueber Structuränderungen submers vegetirender Landpflanzen. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch. 1884

— III. Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Bibliotheca botanica. I. 1886.

Schilling, A. J. Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Schleimbildung der Wasserpflanzen. Flora Bd. 78. 1894.

Vöchting, H. Zur Histologie und Entwickelungsgeschichte von Myriophyllum. Nova Acta Acad. Leopold. XXXVI. 1872.

3. Das Wasser und die Reproduction.

Göbel, K. Die Wasserpflanzen in Pflanzenbiol. Schilder. Theil II. 1891.

Klebs, G. Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena, G. Fischer. 1896.

Möbius, M. I. Welche Umstände befördern und welche hemmen das Blühen der Pflanzen. Biologisches Centralblatt. 1892. (Daselbst ältere Litteratur.)

— II. Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung der Gewächse. Jena 1897.

Schenck, H. Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886. (Daselbst: Litteratur S. 130—131).

Wiesner, Formänderungen von Pflanzen bei Cultur im absolut feuchten Raum etc. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1891.

4. Das Wasser und die Samenverbreitung.

Guppy, M. B. The dispersal of plants as illustrated by the flora of the Keeling or Cocos Islands. Transactions of the Victoria Institute. 1890.

Hemsley, W. B. On the dispersal of plants by oceanic currents and birds in: Report on the scientific results of the voyage of H. M. Challenger during the years 1873—1876. Botany. Vol. I. Appendix.

Kolpin Ravn, F. Om Flydeevnen hos Frone af vore Vandog Sumpplanter (mit französ. Résumé). Botanisk Tidsskrift. 19 Bind. 2 Hefte. Kjobenhavn 1894.

Schimper, A. F. W. Indomalayische Strandflora. Jena 1891. S. 152 u. f. (Daselbst ältere Literatur).

Treub, M. Notice sur la nouvelle flore de Krakatau. Annales du jardin botanique de Buitenzorg. Vol. VII. 1888.

II. Die Wärme.

1. Allgemeines. Die Wärme und die Pflanzenstructur. Wirkungen des kalten Klimas auf Form und Lage der Blätter. Die drei Cardinalpunkte. Die Phänologie. — **2. Die Nullpunkte des Pflanzenlebens.** § 1. Untere Nullpunkte. Widerstandsfähigkeit gegen Kälte. Kältetod oft Trockentod. Die kältesten Punkte der Erde. — § 2. Obere Nullpunkte. Widerstandsfähigkeit gegen Hitze. Sachs' Versuche. Die Thermen. Höchste beobachtete Temperaturen in Boden und Luft. — **3. Die Cardinalpunkte der pflanzlichen Functionen.** Das harmonische Optimum. Absolutes und ökologisches Optimum. Schwankungen des harmonischen Optimums während der Entwickelung. Das ökologische Optimum des Pfirsichbaumes. Cardinalpunkte der Keimung. Keimung, Wachstum, Assimilation, Athmung bei niederen Temperaturen. Nützliche niedere Temperaturen. Wirkungen der Kälte auf die geschlechtliche Reproduktion. — **4. Die Akklimatisation.** Verpflanzen aus warmen in kalte Klimate und umgekehrt. Schübeler's und A. de Candolle's Versuche. H. Mayr über Akklimatisation der Waldbäume.

1. Allgemeines.

Wenn trotz der herrschenden Rolle, die ihnen pflanzengeographisch zukommt, die Wirkungen der Temperatur hier nicht auch äusserlich an die Spitze der pflanzengeographischen Faktoren gestellt worden sind, so geschah es, weil das Wesen dieser Wirkungen auf den pflanzlichen Organismus weniger deutlich erkennbar ist, als bei derjenigen des Wassers. Wir können die Zufuhr und die Ausscheidung von Wasser in der Pflanze direct beobachten, die dadurch bedingten Wirkungen physiologisch erklären, den Transspirationsstrom auf seinen Bahnen verfolgen, während die Wärmewirkungen sich in dem uns ganz verborgenen Moleculargebiet des Plasma abspielen und nur in ihren schliesslichen Ergebnissen, wie Beschleunigung, Verzögerung, Aufhören physiologischer Vorgänge sichtbar werden. Die ökologischen Erscheinungen zeigen ähnliche Unterschiede. Die Schutzmittel gegen Mangel oder Ueberfluss an Wasser sind der Beobachtung zugänglich, diejenigen gegen Kälte und Wärme entziehen sich derselben gänzlich. Wir können es einer Pflanze direct ansehen. ob sie in der Natur trockene

oder feuchte Standorte bewohnt, aber nicht, ob sie der Flora eines kalten oder eines warmen Klimas angehört. Vielmehr haben die Pflanzen heisser Wüsten oft eine grosse habituelle Aehnlichkeit mit denjenigen der Polarländer.

In neuerer Zeit hat man allerdings einige Unterschiede zwischen den in hochalpinen, bezw. polaren und den im temperirten Klima gewachsenen Exemplaren einiger Pflanzenarten nachweisen wollen. So sagt Lindberg in seiner Moosflora von Spitzbergen[1]): „Die meisten hier vorkommenden Moosarten treten nur in mehr oder weniger unvollständigen und verfrorenen Formen auf. In der That leiden diese Sporenpflanzen in hohem Grade von der Ungunst des Klimas, denn gewöhnlich nimmt die ganze Pflanze einen dunkelen Farbenton an; die Stengel werden kürzer, reichlicher verzweigt und mehr dichtrasig; auch die Blätter erhalten eine veränderte Form und Richtung, indem sie mehr gedrängt, kürzer, stumpfer und mehr aufrecht oder angedrückt und concav werden; ausserdem sind sie oft in der Spitze weiss oder durchsichtig, weil das Chlorophyll erfroren ist; wenn in der wohlausgebildeten Pflanze die Blattrippe als lange haarförmige Spitze ausläuft, vermag sie hier selten über die Blattspitze hinauszutreten.“ Aehnliche Beobachtungen hat Berggren gemacht[2]): „Was die Moose betrifft, so liegt die genannte Eigenthümlichkeit darin, dass die Blätter breiter, sehr oft concav sind und die Tendenz zeigen, kapuzenförmige Spitzen zu bekommen ...... Es ist eher als eine Ausnahme zu betrachten, dass, wenn Moose aus der gemässigten Zone bis nach Spitzbergen verbreitet sind, diese nicht kürzere und demzufolge verhältnissmässig breite Blätter haben ...... Mitunter wird der Blattrand gleichzeitig zurückgeschlagen und seine Zähne verschwinden ......“



Fig. 36. Juniperus communis. *A* die Form nana des kalten Klima. *B* die gewöhnliche Form. Nach Warming.

Zu ähnlichen Resultaten gelangte Kjellman für verschiedene höheren Gewächse; so für die Zapfen von Picea excelsa und für die Blätter einiger Ericineen. Ueberall zeigte sich, ähnlich wie bei den oben geschilderten Moosen, die Neigung der Blätter, breiter und kürzer zu werden und etwaige Unebenheiten ihres Randes zu vermindern.

In wie fern solche Unterschiede direkt mit der Temperatur zusammenhängen, müssen Versuche entscheiden.

Warming[3]) beobachtete bei Juniperus communis (Fig. 36), sowie bei Lycopodium annotinum und selago die Neigung, mehr gerade und dem Stengel angedrückte, nicht wie sonst abstehende Blätter zu bilden. Er sieht darin ein Schutzmittel gegen Transpiration. Manche Kiefernarten gleichen im Winter

---

[1]) Nach dem Citat Kihlman's l. c. S. 156.

[2]) Desgleichen S. 17 u. 18.

[3]) L. c. S. 114 u. f. und Fig. 12—14.

solchen „Kälteformen", indem ihre Nadeln sich erheben und der Axe andrücken. Derartige Wirkungen in Folge grosser Trockenheit sind mir nicht bekannt.[1])

Jede Pflanze ist nur zwischen zwei, bald mehr, bald weniger von einander entfernten Temperaturgraden, ihrem unteren und ihrem oberen Nullpunkt, existenzfähig. Ueberschreiten des einen oder des anderen Nullpunkt hat in kürzerer oder längerer Zeit, spätestens aber nach drei oder vier Tagen, den Tod zur Folge. Die Nullpunkte sind für jede Pflanzenart verschieden, dagegen haben die Individuen einer Art, wenigstens soweit sie sich unter annähernd gleichen äusseren Bedingungen entwickelt haben, die gleichen Nullpunkte. Die absoluten Grenzwerthe des Pflanzenlebens sind nicht gleichzeitig diejenigen aller seiner Functionen. Vielmehr besitzt jede einzelne Function ihre eigenen Grenzwerthe und ausserdem bei einem bestimmten Temperaturgrade ein Optimum, im Ganzen also drei Cardinalpunkte oder Cardinalgrade. Wie die Grenzwerthe ist auch das Optimum einer jeden Function für jede Art charakteristisch und pflegt um so höher zu stehen, als das Minimum einer höheren Temperatur entspricht.

Die im Vorhergehenden skizzirten Daten bilden die einzige Grundlage für die Untersuchung der Temperatureinflüsse auf Verbreitung und Lebensweise der Pflanzenarten.

Im Gegensatz zu der allein wissenschaftlichen Auffassung der Temperaturwirkungen, welche J. Sachs durch sorgfältige Experimente einführte, nimmt die Phänologie[2]) weit einfachere Beziehungen zwischen Wärme und Pflanzenleben an, indem nach ihren Lehren ein direkter Zusammenhang zwischen der Entwickelung der Pflanze und der Eintheilung des Celsius-Thermometers vorhanden sein soll. So werden, um das Wärmebedürfniss einer annuellen Pflanze zu bestimmen, vom Tage der Aussaat bis zu demjenigen der Samenreife die mittleren oder auch die höchsten Temperaturgrade an den Tagen, wo dieselben den Nullpunkt nach Celsius überschritten, addirt. Die Summe soll bei einer und derselben Pflanzenart, unter jedem Klima, stets die gleiche sein. So will es wenigstens die Theorie, welche, wie nicht anders zu erwarten, durch die Thatsachen nicht bestätigt wird.

In ähnlicher Weise wie die totale Temperatursumme, wird auch diejenige einzelner physiologischer Vorgänge bestimmt. Bei mehrjährigen Pflanzen geht man nicht von der Keimung aus, sondern berechnet die Temperatursumme gewöhnlich vom 1. Januar an.

Dass die Methoden der Phänologie zu exakten Resultaten nicht führen können, braucht kaum näher beleuchtet zu werden. Abgesehen von der Willkür in der Auswahl der Temperaturgrade und des Zeitpunktes für den Anfang der Berechnung, wird von ihr vollständig verkannt, dass die Wärmegrade physiologisch sehr ungleichwerthig sind, dass in vielen Fällen 35° oder sogar 30°

[1]) Johow.

[2]) Vgl. darüber z. B. Hoffmann l. c.

weniger günstig sind als 25°, oder sogar 20°, während sie mit 10° oder 15° vergleichbar sind, dass die verschiedenen Organe und Functionen ein sehr ungleiches Wärmebedürfniss haben, dass ungünstige Temperaturen eine nachträgliche Verzögerung bewirken und dass neben der Wärme noch andere Factoren, namentlich die Feuchtigkeit, mit bestimmend eingreifen. Man kann sich nicht wundern, dass die phänologischen Beobachtungen wenig Uebereinstimmung zeigen und wird ihnen höchstens für die rein darstellende Pflanzengeographie, zur Charakterisierung einzelner Gegenden, eine gewisse Bedeutung zuerkennen können. Den theoretischen Betrachtungen und den Wärmesummen ist hingegen gar keine Bedeutung zuzuerkennen.

Die physiologischen Versuche über den Einfluß der Temperatur auf die Lebensvorgänge der Pflanze sind leider noch wenig zahlreich. Namentlich werden für Pflanzen, die weit mehr als die meisten der bisher benutzten Objekte, an bestimmte Wärmebedingungen gebunden sind, Grenztemperaturen und Optima festgestellt werden müssen. Wir sind z. B. für die Tropen, die Polarländer und die alpinen Höhen noch gar nicht unterrichtet. Erst auf Grund einer grossen Anzahl genauer Daten wird man eine tiefere Einsicht in den Zusammenhang zwischen Temperatur und Pflanzenleben unter verschiedenen Klimaten zu erlangen hoffen dürfen. Die wenigen diesbezüglichen Beobachtungen, auch solche, die der kritischen Prüfung durchaus bedürfen, sind im Folgenden zusammengestellt.

2. Die Nullpunkte des Pflanzenlebens.

§ 1. **Untere Nullpunkte des Pflanzenlebens.** Allgemein bekannt ist die ungleiche Fähigkeit der Pflanzenarten, niedere Temperaturgrade zu ertragen. So fand Molisch, daß eine Reihe tropischer Gewächse schon bei Temperaturen von + 2 bis + 5° C. an Erfrieren zu Grunde gehen, während andererseits die Flora von Jakutsk und Werchojansk ein paar Hundert Pflanzen umfasst, welche unbeschadet eine Temperatur von — 60° C. ertragen. Namentlich zeigen sich verschiedene Gewächse in sehr verschiedenem Grade befähigt, das Gefrieren ihres Zellsaftes zu ertragen, so dass den Temperaturen wenig unter 0° C. eine hervorragende auslesende Bedeutung zukommt.

Im Allgemeinen ist für tropische Gewächse Gefrieren auch Erfrieren, während die Pflanzen der temperirten und kalten Zonen, wenigstens die perennirenden, durch Gefrieren zu Eisklumpen werden können ohne abzusterben. Schädlicher als das Gefrieren ist in solchen Fällen das Aufthauen, welches, falls zu schnell vor sich gehend, mehr Pflanzen oder Pflanzenglieder tödtet, als die strengste Kälte.

Die klimatischen Bedingungen sind nur in wenigen Gegenden derart, dass die Vegetation im Stande sein muß, ein häufig wiederholtes Gefrieren

und schnelles Aufthauen unbeschadet zu ertragen. So betont Kihlman „die ausserordentliche Befähigung starke und schnelle Temperatur-Oscillationen zu ertragen und sogar den Gefrierpunkt mehrmals innerhalb 24 Stunden zu passieren, als hervortretende Eigenthümlichkeit“ der zwerghaften Vegetation der Tundren in Russisch-Lappland. Aehnliches zeigt sich auch in den höchsten Regionen der Gebirge. So verbringen die alpinen Gewächse oberhalb der Schneegrenze, in den Alpen z. B. Ranunculus glacialis und Gentiana nivalis, während sie in voller Blüthe stehen, die Nächte im hartgefrorenen Zustande, während sie am Tage der größten Sonnengluth ausgesetzt sind.



Fig 37. Cochlearia fenestrata von Pittlekaj. Ein Exemplar, das in blühendem Zustande überwintert und nach Schluss des Winters seine Entwickelung fortgesetzt hat. Nat. Gr. Nach Kjellman.

Die mikroskopische Untersuchung gefrorener Pflanzentheile ergiebt, dass im gewöhnlichen Zustande luftführende Intercellularen Eiskrystalle enthalten, die auf Kosten des Zellsaftes benachbarter Zellen entstanden sind. Der dadurch bedingte Wasserverlust dürfte in sehr vielen Fällen die Todesursache darstellen, da, wie Müller-Thurgau nachgewiesen hat, derselbe auch bei günstigen Temperaturen tödtend wirken würde. Doch giebt es, ganz abgesehen davon, wie namentlich aus den Versuchen Molisch's hervorgeht, für das Plasma direkt schädliche Kältewirkungen.

Wasserarme Pflanzentheile, sowie solche Pflanzen, die ohne Schaden grosse Trockenheit ertragen, sind gegen Kälte besonders widerstandsfähig. So zeigten sich in Versuchen von C. de Candolle und R. Pictet trockene Samen, die einer Temperatur von -80^{0} ausgesetzt worden waren, in ihrer Keimkraft gar nicht beeinträchtigt, während gequollene Samen schon durch viel weniger tiefe Temperaturen getödtet werden. Aehnlich grosse Resistenz gegen Kälte zeichnet auch die Sporen von Pilzen und anderen Kryptogamen aus, sowie solche Gewächse, deren

vegetative Organe einen hohen Grad von Austrocknung unbeschadet ertragen.

Kältetod ist unzweifelhaft in sehr vielen Fällen eine Wirkung des Wassermangels und nicht der niederen Temperatur. So sagt z. B. ganz richtig H. Mayr: „Man staunt, welch' tiefe Temperaturen eine in Ruhe befindliche Holzart zu ertragen vermag; bei genügender Feuchtigkeit der Luft oder verminderter Eigenverdunstung, wie es Waldesschluss, insulares Klima, enge Gebirgs- und Flussthäler mit sich bringen; dagegen werden die meisten Pflanzen gegen Winterfrost um so empfindlicher, je trockener die Luft ist; neun Zehntel von allen Fällen, die als Frostbeschädigung während des Winters bezeichnet werden, gehören in die Categorie der Vertrocknungserscheinungen bei durch Frost gehinderter oder geminderter Wasserbewegung. So lassen sich vielleicht die Widersprüche erklären, dass manche Pflanzen in notorisch kälterem Klima als „hart" bezeichnet werden, die in notorisch milderem Klima für empfindlich gelten; wahrscheinlich waren die Pflanzen an ersteren Oertlichkeiten in feuchter Luft oder gegen Verdunstung geschützt, während die empfindlichen Pflanzen des wärmeren Klimas gegen Trockniss und Frost zu kämpfen hatten." (l. c. S. 368.)

Welche die gegen Kälte am wenigsten empfindlichen Pflanzenarten sind — abgesehen von Samen und Sporen — und welche Kältegrade sie unbeschadet ertragen können, ist noch unbekannt. Doch zeigen einige diesbezügliche Beobachtungen an arktischen Pflanzen, dass solche Grade ausserordentlich niedrig sein können. So berichtet Kjellman, der als Botaniker die Vega-Expedition mitmachte, das Folgende über Cochlearia fenestrata (Fig. 37):

„Es giebt wenige Gegenden auf der Erde, welche ein so strenges Winterklima besitzen, wie die Stelle, an welcher die Vega-Expedition überwinterte. Die Kälte war sehr anhaltend und ging auf mehr als -46^0 C. herab. Das fragliche Exemplar wuchs auf dem Gipfel eines ziemlich hohen Sandhügels bei Pittekoj, dem beständigen und scharfen Nord- oder Nordostwind ausgesetzt. Es hatte seine Blüthe im Sommer 1878 begonnen, dieselbe aber, als der Winter kam und seiner Entwickelung ein Ende bereitete, noch lange nicht abgeschlossen. Das florale System enthielt daher Blüthenknospen in verschiedenen Entwickelungsstadien, neuerdings geöffnete Blüthen, verblühte Blüthen und mehr oder weniger reife Früchte. Von den Rosettenblättern fanden sich nur unbedeutende, zusammengeschrumpfte Reste, aber die oberen Blätter waren frisch und lebenskräftig. In diesem Zustande wurde die Pflanze vom Winter betroffen und seiner ganzen Strenge ausgesetzt. Man möchte nun wohl glauben, dass sie vernichtet werden musste, und dass besonders die zarten, in der Entwickelung begriffenen Blüthentheile vom Frost zersört und ausser Stand gesetzt wurden, sich weiter zu entwickeln. Dies war aber nicht der Fall. Als der Sommer 1879 begann, setzte die Pflanze ihre Ausbildung von da an fort, wo sie zu Anfang des Winters unterbrochen worden war; die

Blüthenknospen schlugen aus, und aus den Blattachseln der oberen frischen Stengelblätter schossen neue frische Blüthenstände hervor."

Dass die vegetativen Organe noch viel tiefere Temperaturen als die von Kjellman beobachteten unbeschadet ertragen und dass entgegen einer verbreiteten, aber durch nichts gestützten Vorstellung, der Baumwuchs durch lange andauernde strenge Wintertemperaturen keineswegs ausgeschlossen ist, geht aus der Thatsache hervor, dass die kältesten bekannten Orte der Erde sich im sibirischen Waldgebiete befinden. Dahin gehören z. B. Jakutsk, wo das Thermometer nicht selten unter —62° fällt und das womöglich noch kältere Werchojansk, dessen Temperaturverhältnisse in folgender Tabelle zusammengestellt sind:

Werchojansk (Sibirien).

67° 34′ N. B., 133° 51′ N. L., 107 m. ü. M.

	Mittel	Mittlere Extreme	
Dezember	—48.4	—61.9	—28.7
Januar	—51.5	—64.1	—31.5
Februar	—46.2	—60.5	—24.3
März	—35.2	—55.7	—16.6
April	—15.8	—33.6	1.9
Mai	— 1.1	—17.2	11.9
Juni	9.4	— 0.7	22.4
Juli	15.6	5.0	29.8
August	9.3	0.4	30.1
September . . .	0.4	—10.3	12.4
October	—18.1	—36.7	— 1.2
November . . .	—39.7	—54.4	—14.0

Ueberhaupt ist, soweit bekannt, an keinem Punkte der Erde die Temperatur so tief, dass ihr keine Pflanze widerstehen könnte. Das angebliche gänzliche Fehlen jeder Landvegetation in den antarktischen Polargebieten ist nicht die Folge zu grosser absoluter Kälte — denn so tief wie in der Nordpolarregion fällt das Thermometer dort nicht —, sondern der beinahe constant unter dem Minimum für nothwendige Functionen bleibenden niederen Temperaturgrade.

Kjellman ist es aufgefallen, dass Vorrichtungen, die als Schutz gegen Kälte aufgefasst werden könnten, bei vielen polaren Gewächsen, z. B. bei der soeben erwähnten Cochlearia fenestrata fehlen. Ueberhaupt erschien ihm die polare Vegetation äusserlich nicht besser gegen Kälteeinflüsse geschützt, als diejenige unserer Zonen. Wir können diese Angabe dahin erweitern, dass für unsere gegenwärtigen Hülfsmittel erkennbare Schutzvorrichtungen gegen Kälte bei Pflanzen nicht vorkommen. Die Fähigkeit, grosse Kälte zu er-

tragen, ist eine specifische Eigenschaft des Protoplasma gewisser Pfanzen und in keiner Weise durch äussere, d. h. ausserhalb der Plasmamicellen gelegene Schutzmittel unterstützt.

Man kann sich auch bei uns von dem Fehlen des äusseren Kälteschutzes überzeugen; dazu genügt bei Frostwetter ein Blick auf jede Wiese, auf jedes Feld. Da findet man hartgefroren und brüchig wie Glas solche zarte Pflanzen wie Bellis perennis, Stellaria media etc. Diese Pflanzen sind der Unbill der Witterung gleichsam nackt ausgesetzt, durch keinen Haarpelz, durch keine Korkhülle, nicht einmal durch eine dicke Cuticula gegen die Angriffe des Frostes geschützt. Thaut es auf, so setzen die Pflanzen ihre vegetative Thätigkeit ungestört fort. Sie sind gegen Kältegrade, wie sie bei uns vorkommen, unempfindlich.

Dagegen sind manchen Holzgewächsen Schutzmittel gegen Kälte zugeschrieben worden. Knospenschuppen, Korküberzüge, die dicke Cuticula immergrüner Blätter, wurden als solche früher beansprucht. Thatsächlich handelt es sich nur, wie im vorigen Kapitel gezeigt wurde, um Schutzmittel gegen Trockenheit. Ein kalter Boden, namentlich aber ein gefrorener, ist, wie wir bereits wissen, physiologisch ein trockener Boden, so dass das in einem solchen wurzelnde Gewächs der Schutzmittel gegen Transpiration bedarf. Seichtwurzelnde niedrige Kräuter, die ungefähr denselben Temperaturschwankungen wie der Boden unterworfen sind, sind unter solchen Umständen der Gefahr der Austrocknung weniger ausgesetzt, als tiefwurzelnde hohe Holzpflanzen, und daher relativ ungeschützt.

Mehrfach ist die Ansicht ausgesprochen worden, dass fettes Oel in gewissen Fällen als Schutzmittel gegen Kälte aufzufassen sei. So ist die noch zu besprechende Erscheinung der winterlichen Umwandlung von Stärke in Oel bei nordischen Baumarten verbreiteter als bei Bäumen, die mehr kälteempfindlich sind (A. Fischer). Auch sollen im gequollenen Zustande ölreiche Samen tieferen Temperaturen besser widerstehen als ölarme. Es handelt sich jedoch in solchen Fällen nur um Vermuthungen, welche der experimentellen Grundlage entbehren und gegen welche andere Erscheinungen zu sprechen scheinen.

§ 2. **Obere Nullpunkte des Pflanzenlebens.** Die Widerstandsfähigkeit der Pflanze gegen Hitze ist wie diejenige gegen Kälte specifisch verschieden, jedoch weniger ungleich gross.

Einige Gewächse und Gewächstheile zeichnen sich allerdings durch eine ausserordentliche Widerstandskraft gegen hohe Wärmegrade aus, die sich, wie diejenige gegen Kältegrade, häufig mit der Fähigkeit Austrocknen zu ertragen, gepaart zeigt. So ist zum Abtödten der Dauersporen der Spaltpilze ein längeres Erwärmen auf 130° C. nothwendig. Lufttrockene Hefe wird erst bei 115—120° getödtet. Lufttrockene Samen verlieren oft bereits bei 75° C. ihre Keimkraft, während

sie im vollkommen trockenen Zustande 100°, vorübergehend sogar 120° C. ertragen.

Die activen, wasserreichen Zustände der Vegetation sind meist mit weit geringerer Widerstandskraft gegen Hitze verbunden, als die ruhenden, wasserarmen. Die höchsten Hitzegrade ertragen wiederum die Bacterien,[1]) namentlich der Milzbrandbacillus, der sogar nach längerer Erwärmung auf 75—80° C. seine infectiösen Eigenschaften nicht einbüsst, während allerdings viele andere vegetativen Bacterienformen durch längere Erhitzung auf 45—50° C. getödtet werden. Die vegetativen Zustände der Gefässkryptogamen gehen, nach den übereinstimmenden Versuchen von Sachs und H. de Vries bei einer Temperatur von 50—51° in kurzer Zeit zu Grunde; Jumelle fand, dass seine Versuchsobjekte (Cocos, Weddelliana, Begonia tuberosa, Pelargonium zonale) einen langen Aufenthalt in einer Temperatur von 35° C. unbeschadet ertrugen, während eine Erhöhung derselben auf 40° nach einigen Tagen, eine solche auf 45° nach wenigen Stunden tödtlich wirkte.

Die Versuche von Sachs mit Nicotiana rustica, Cucurbita Pepo, Zea Mays, Mimosa pudica, Tropaeolum majus, Brassica Napus, vorwiegend also mit Gewächsen aus den wärmeren Zonen, führten zu dem Resultat, dass keine dieser Pflanzen eine Temperatur von mehr als 51° C. in Luft auch nur 10 Minuten lang ohne starke Beschädigung oder völlige Tödtung erträgt, während sie Temperaturen zwischen 49—51° binnen 10 und selbst mehr Minuten ertragen. Dagegen werden die Organe, welche die letztgenannten Temperaturen in der Luft überdauert haben, durch Berührung mit Wasser von derselben Wärme schon binnen 10 Minuten getödtet; der höchste erträgliche Temperaturgrad liegt also im Wasser für gleiche Organe niedriger als in der Luft.[2])

Stellen wir den Ergebnissen des Versuchs die Verhältnisse in der Natur entgegen, so finden wir nun an wenigen Punkten von sehr geringer Ausdehnung, wie die Kratere und Fumarolen thätiger Vulkane, Fehlen jeden Pflanzenlebens in Folge zu hoher Temperatur.

Bacterien und Spaltalgen sind unter allen Wassergewächsen die resistentesten und auch die in Thermen zuerst auftretenden. In einer warmen Quelle bei Las Trincheras in Venezuela, die bei ihrem Ursprung eine Wärme von 85—93° besitzt, sollen Spaltalgen bei einer Temperatur von über 80° gedeihen. Dagegen treten sie in europäischen Thermen erst bei stärkerer Abkühlung auf, in den Carlsbader Thermen, nach Agardh und Pfeffer, erst wo die Temperatur auf 57° gesunken ist, nach Hoppe-Seyler am Rande von Fumarolen in Wasserdampf von ca. 60° C. Ich selber sah auf Java, am Rande von Fumarolen, auch höhere Gewächse, wie Rhododendron javanicum, in heissen

[1]) Rabinowitsch l. c.

[2]) Abhandl. I. S. 216.

Dämpfen üppig gedeihen; jedoch kann ich über die dort herrschenden unzweifelhaft sehr hohen Temperaturen nichts genaues angeben.

Die Temperatur der oberflächlichen Schichten des Bodens erreicht in Wüsten, unter der Einwirkung der Sonnenstrahlen, eine Höhe, welche der oberen Grenze jedes Pflanzenlebens nahekommt und nur noch von den wasserarmen Pflanzentheilen ertragen wird. So sagt Kerner:

„Die Krustenflechten, welche an den Kalkfelsen auf den schattenlosen Einöden des Karstes in Istrien und Dalmatien haften, sind an wolkenlosen Tagen im Sommer mehrere Stunden lang regelmässig einer Temperatur von 58°—60° C. ausgesetzt, ohne dadurch Schaden zu leiden und die Mannaflechte (Lecanora esculenta) wird so wie das Gestein, dem sie in der Wüste aufgelagert ist, oft genug auf 70° C. erhitzt, ohne zu verderben. Auch die Samen, welche oberflächlich dem Wüstensande eingelagert sind und hier die lange Zeit der Dürre überdauern, nehmen ohne Zweifel die Temperaturen ihrer Umgebung an. Diese beträgt am Nachmittage regelmässig 60°—70° C. Die höchste Temperatur in der oberflächlichen Bodenschicht wurde nahe dem Aequator auf der Station Chinchoxo an der Loangoküste beobachtet. Dieselbe überstieg in sehr zahlreichen Fällen 75°, erreichte oft 80° und einmal sogar 84°. Auch diesem Boden fehlte es in der Regenzeit nicht an einjährigen Gewächsen.“ Pechuel-Lösche fand 69° im Sande des Meeresstrandes der Loangoküste, neben einer blüthenreichen Ipomoea[1]).

Auch in der Luft sind in Gegenden, die der Vegetation keineswegs entbehren, Temperaturen beobachtet worden, die denjenigen der Thermen nur wenig nachstehen. So sind die absoluten Maxima in Blanford's Meteorology of India 1879 (Calcutta 1881) für Calcutta 41,1° C., Benares 47,8°, Lahore 50,9, Multan 52,8°. Wie Hann, dessen Meteorologie diese Angaben entnommen sind, hinzufügt, sind Lufttemperaturen von 50° C. nicht so selten im Panjab, selbst bei guter Aufstellung des Thermometers[2]). Bei solcher Schattentemperatur der Luft werden die den Sonnenstrahlen ausgesetzten Pflanzentheile eine Erhitzung auf 60° bis 70° C. zu ertragen haben, also eine weit beträchtlichere, als der in den bisherigen Versuchen beobachtete obere Nullpunkt. So beobachtete Askenasy bei einer Schattentemperatur von 28° C. eine Erhitzung der Blätter von Sempervivum alpinum in der Sonne auf 52° C. Derartige Temperaturunterschiede zwischen Sonne und Schatten werden allerdings nur von Fettpflanzen aufgewiesen, denn derselbe Beobachter fand die gleichzeitig insolirten Blätter von Gentiana cruciata nur auf 35° C. erwärmt.

Vorbehaltlich weiterer Untersuchungen scheint aus dem Vorher-

---

[1]) l. c. S. 65.

[2]) Hann, Handb. 1. A. p. 265.

gehenden hervorzugehen, dass das Vermögen, hohe Temperaturen zu ertragen, ähnlich wie die Widerstandsfähigkeit gegen Kälte, bei den einzelnen Arten ungleicher ist, als gewöhnlich angenommen. Die von Sachs festgestellten Maximaltemperaturen dürften für die Pflanzen extremer Klimate keine Geltung haben.

Schutzmittel gegen übermässige Erhitzung sind bei den Pflanzen bis jetzt ebenso wenig nachgewiesen worden, als solche gegen Erkaltung. Die oberirdischen Theile der Pflanzen sehr heisser Gebiete sind in den meisten Fällen, wegen der Gefahr des Vertrocknens, gegen Transpiration geschützt und dadurch des wichtigsten Mittels der Abkühlung beraubt, wie namentlich die hohen Temperaturen besonnter Succulenten zeigen. Viele Pflanzen entziehen sich allerdings den schädlichen Wirkungen solcher Wärmegrade dadurch, dass sie zur Zeit ihrer Herrschaft nur ein unterirdisches Leben führen. Dieses gilt aber keineswegs von allen Pflanzenarten.

3. Die Cardinalgrade der pflanzlichen Functionen.

Das Leben der Pflanze setzt sich aus Tausenden von Einzelvorgängen zusammen, deren jeder sich innerhalb anderer Temperaturgrenzen abspielt, und bei einem anderen Temperaturgrade sein Optimum aufweist. An den meisten Standorten — mit Ausnahme der dem Pflanzenleben überhaupt sehr ungünstigen — können sich nur solche Pflanzen im Kampfe um das Dasein behaupten, die sich in einem den äusseren Bedingungen entsprechenden Gleichgewicht ihrer Functionen, dem ökologischen Optimum, befinden. Dieses Gesammtoptimum setzt sich nicht aus den Einzeloptima sämmtlicher Functionen zusammen manche Functionen sind vielmehr, wenn sie sehr intensiv vor sich gehen, wie Athmung oder Transpiration, der Pflanze schädlich. Es ist für jede Function zwischen dem absoluten Optimum, welches der höchsten Intensität einer Function und dem harmonischen Optimum, welches der günstigsten Intensität derselben entspricht, zu unterscheiden. Das ökologische Optimum ist die Gesammtheit der harmonischen Optima.

Die Kenntniss der Grenztemperaturen einer Function ist pflanzengeographisch wichtiger als diejenige ihres oft schwer zu ermittelnden und für die natürlichen Existenzbedingungen oft ziemlich belanglosen absoluten Optimums. Das Letztere hat nur da pflanzengeographische Bedeutung, wo es mit dem harmonischen Optimum nahe zusammenfällt, z. B. für die Assimilation und andere Vorgänge der Ernährung

Die entsprechenden Cardinalpunkte, namentlich aber die Optima der einzelnen Functionen weichen bei Pflanzen gleichmässiger Klimate

nur um wenige Grade oder Theile von Graden von einander ab, während sie in Gebieten mit extremen Temperaturen grosse Abweichungen von einander zeigen können. Ja, es kommt in solchen Klimaten vor, dass die Temperaturcurven bestimmter Functionen diejenigen anderer nicht berühren. Schon längst hat sich die Praxis dieser von den Phänologen ignorirten Thatsachen bemächtigt und zieht Tropenpflanzen bei gleichmässig hohen, temperirte Pflanzen bei abwechselnd hohen und niedrigen Wärmegraden.

Das ökologische Temperatur-Optimum verbleibt nicht während der ganzen Entwickelung einer Pflanze — wenigstens in temperirten Ländern — auf gleicher Höhe, sondern weist, wie aus Sachs' Versuchen hervorgeht, mit fortschreitender Entwickelung eine Steigerung, so dass z. B. die Temperatur, welche für die Vorgänge der Keimung am günstigsten ist, das Optimum späterer Funktionen nicht erreicht. Es ist jedoch, wie das Forciren der Obstbäume lehrt, nicht eine gleichmässige, sondern eine oscillirende Steigerung anzunehmen. Das harmonische Temperaturoptimum der aufeinander folgenden Entwickelungsstadien liegt abwechselnd höher und tiefer, allerdings derart, dass die Gesammtcurve eine ausgeprägte Steigerung zeigt. Sehr instructiv ist in dieser Hinsicht folgende, von dem Züchter Pynaert aufgestellte Tabelle der günstigsten Temperaturen (ökologisches Temperaturoptimum) zum Forciren des Pfirsichbaumes:

Periode	Tagestemperatur	Nachttemperatur
1. Woche	9—10° C.	5—7° C.
2. Woche	10—12	7—9
3. Woche	12—15	9—11
Bis zur Blüthe	15—18	11—14
Blüthezeit	8—12!	6—10!
Nach der Blüthe	15—18	11—14
Während der Entwickelung des Steines	12—15!	9—11!
Nach der Entwickelung des Steines	16—19	12—15
Reifeperiode	20—22	15—17.

Bis jetzt wurden nur wenige befriedigende Versuche gemacht, die Cardinalpunkte der einzelnen Functionen aufzustellen. Die eingehendsten der vorliegenden Untersuchungen beziehen sich auf die Keimung, also auf einen Vorgang, der sich aus verschiedenen Einzelvorgängen zusammensetzt, wie Quellung, Fermentwirkungen, Fortleitung der Baustoffe, Energieerzeugung, Zelltheilung, Zellstreckung etc., von welchen jeder seine eigenen Cardinalpunkte besitzt. Die für die Keimung gewonnenen Daten sind daher, rein physiologisch betrachtet, nicht sehr hoch zu schätzen, während diese Complexität ihre Bedeutung für Oeko-

logie und Pflanzengeographie, die sich in erster Linie um das ökologische Optimum zu kümmern haben, nicht beeinträchtigt. Als Beispiel möge folgende, von Detmer[1]) zusammengestellte Tabelle, hier reproducirt werden.

	Minimum	Optimum	Maximum
Pinus silvestris	7—8	27	34
Triticum vulgare	5 (zu hoch)	28,7	42,5
Zea Mais	9,5	33,7	46,2
Alnus glutinosa	7—8	24	36
Lepidium sativum . . .	1,8 (zu hoch)	21	28
Linum usitatissimum . .	1,8	21	28
Phaseolus multiflorus . .	9,5	33,7	46,2
Gleditschia triacanthos . .	9	28	36
Cucurbita Pepo	13,7	33,7	46,2.

Die Tabelle zeigt sehr deutlich, dass die Cardinalpunkte der Keimung für die Pflanzen wärmerer Länder höher liegen, als für solche kalter. Doch sind die Zahlen theilweise zu hoch gegriffen und geben noch keineswegs eine richtige Vorstellung der grossen Ungleichheit der für die Keimung nützlichen Temperaturen in verschiedenen Klimaten, indem sie einerseits die rein tropischen Gewächse nicht berücksichtigt, andererseits für temperirte Pflanzen theilweise zu hohe Minima aufweist. Instructiver sind in Bezug auf die Minima die von F. Haberlandt bestimmten Grade. Zwischen 0° und 1° C. zeigten in Versuchen dieses Forschers nicht nur Keimung, sondern auch bedeutende Weiterentwickelung: Sinapis alba, Camelina dentata, Trifolium hybridum, Medicago sativa. Von Pflanzen wärmerer Zonen keimten zwischen 11° und 16° C.: Solanum Melongena, Nicotiana Tabacum, Cucurbita Pepo, dagegen erst über 16° C.: Cucumis sativus, C. Melo, Theobroma Cacao. Uloth beobachtete eine allerdings sehr verzögerte Keimung bei 0° für verschiedene Gräser, Cruciferen, Papilionaceen. Kerner stellte Glasröhren mit Erde und Samen in eine Quelle, deren Temperatur constant + 2° blieb, und fand, dass zahlreiche alpine Pflanzen noch bei dieser Temperatur keimten.

Das Wachsthum ist an ähnliche Temperaturbedingungen wie die theilweise aus Wachsthumsvorgängen bestehende Keimung gebunden. Es giebt einige Pflanzen in alpinen Höhen, namentlich aber in den Polargebieten, die bei Temperaturen in der Nähe des Gefrierpunktes bedeutendes Wachsthum aufweisen. So durchbricht die Blüthe von Soldanella alpina den Schnee und die Blüthen von Anemone vernalis, Crocus vernus und anderen Arten schienen mir beinahe ebenso genügsam zu sein, da ich sie in halbgeschmolzenem Schnee fand;

[1]) Lehrb. d. Pflanzenphysiol. S. 269.

durch direkte Bestrahlung dürfte, auch durch dünne Schneeschichten hindurch, eine höhere Temperatur als 0° in solchen Fällen immerhin erreicht werden. Merkwürdiger noch sind die Tange der arktischen Meere, welche in einem Wasser, das auch im Sommer nur wenig über 0° erwärmt wird, bis 20' lang werden, im Winter aber, bei einer Temperatur von höchstens —1° C. ihre Geschlechtsorgane ausbilden. Zu den schon bei sehr niedriger Temperatur wachsenden Pflanzen gehören auch die namentlich von Wittrock eingehender studirten niederen Gewächse der Schnee- und Eisflora.

Assimilation und Athmung sind weit weniger complexe und daher bei verschiedenartigen Pflanzen viel eher vergleichbare Functionen als Keimung und Wachsthum, so dass das geringe Interesse, das bis jetzt namentlich den Temperaturen der Assimilation gewidmet worden ist, wunderlich erscheint. Von grossem Interesse ist die mit Sicherheit festgestellte Thatsache, daß die beiden Formen des Gasaustausches auffallend ungleiche Temperaturcurven aufweisen. Der untere Nullpunkt der Assimilation liegt tiefer als derjenige irgend einer anderen Function der Pflanze. So konnte Jumelle bei Abies excelsa, Juniperus communis und Evernia prunastri eine deutliche, wenn auch schwache. Assimilation noch bei —40° beobachten; Boussingault und Kreusler hatten eine solche bereits in der Umgebung von 0° nachgewiesen Nach den wenigen vorliegenden Beobachtungen liegt das Maximum etwas unterhalb der Tödtungstemperatur, das Optimum aber beträchtlich tiefer. So sind die betreffenden Cardinalpunkte bei Hottonia nach Heinrich ca. 31° und 56° C., während, nach Böhm, das Optimum bei der Wallnuss ungefähr bei 30° C. liegen dürfte.

Eine merkliche Athmung konnte Jumelle bei Fichte, Wachholder und Evernia prunastri unterhalb —10° nicht mehr beobachten, während dieselben Pflanzen noch bei beträchtlich tieferer Temperatur deutlich assimilirten. Dagegen steigt die Athmung proportional der Temperatur bis nahezu zur oberen Lebensgrenze.

So fand z. B. Rischawi bei Weizenkeimlingen folgende Mengen Kohlensäure bei Temperaturen von:

5° C.	=	3,30 mgr
10° C.	=	5,28 „
25° C.	=	17,82 „
35° C.	=	28,38 „
40° C.	=	37,60 „

Für die bisher besprochenen Functionen und Complexe von Functionen liegen die Optima bei hohen Temperaturen. Es fehlt aber nicht an physiologischen Vorgängen, bei welchen nicht bloss die Optima, sondern

auch die oberen Nullpunkte sehr tief liegen, so dass sie sich in der Regel nur im Winter, bezw. im Spätherbst und ersten Frühjahr abspielen können, Selbstverständlich handelt es sich da nur um Pflanzen mittlerer und hoher Zonen, während Tropengewächse ausschliesslich hochgelegene Cardinalgrade besitzen.

Zu der Categorie von Functionen, die sich nur bei niederen Temperaturen abspielen, gehören u. A. die wenig bekannten, nach der Annahme von Sachs anscheinend fermentativen Vorgänge, durch welche die in Winterruhe befindlichen Pflanzenglieder zu activem Leben zurückgeführt werden, wie z. B. Umwandlung von Stärke in fettes Oel und umgekehrt. Das Kapitel über die periodischen Erscheinungen in den temperirten Zonen wird eine ausführliche Darstellung des darüber Bekannten bringen. In ähnlicher Weise wird die Keimfähigkeit gewisser Pilzsporen durch Abkühlung bis in die Nähe des Nullpunktes auffallend gefördert (Eriksson); ähnliches soll, nach Fr. Haberlandt, von der mehrtägigen Abkühlung gequollener Leinsamen gelten.

Gewisse Reizbewegungen werden durch niedere Temperaturen ausgelöst, so solche der Clorophyllkörner. Die Nadeln gewisser Pinus-Arten drücken sich bei tiefer Temperatur an die Axen an. Manche Stoffe werden in der Kälte erzeugt, so die rothen Oeltröpfchen, welche die winterliche Braunfärbung vieler Coniferen bedingen. Die Aufzählung der nur bei niederen Temperaturen sich abspielenden Functionen der Pflanze könnte noch erheblich vermehrt werden. Jedoch soll nur noch eine derselben, wegen ihrer hervorragenden pflanzengeographischen Bedeutung, hier erwähnt werden, nämlich der *fördernde Einfluss niederer Temperaturen auf die Geschlechtsorgane und auf die damit ökologisch verbundenen Glieder (Blüthenhüllen, Inflorescenzaxen) bei vielen Gewächsen der temperirten und kalten Zonen*.

Die Cardinalgrade für das Wachsthum — und vielleicht für die Entstehung — der Blüthenanlage liegen vielfach viel tiefer, als für das Wachsthum vegetativer Sprosse, so dass erstere bei relativ niedriger, letztere bei hoher Temperatur in der Entwickelung gefördert werden. So ist es eine bekannte Thatsache, dass Crocus, Hyacinthus und andere Stauden bei hoher Temperatur ihre Blüthen bezw. Blüthenstände nicht strecken, dagegen üppig ins Kraut schiessen. Auch bei der forcirten Cultur von Obstbäumen wird vor und namentlich während der Blütheperiode die Temperatur mässig gehalten. Aus demselben Grunde kommen viele Pflanzen der temperirten Zonen in den Tropen nur selten zur Blüthe, z. B. die meisten unserer Obstbäume. Fritz Müller beobachtete in Blumenau bei verschiedenen europäischen Kräutern nie, oder beinahe nie Blüthen, so bei Carum Carvi, Kohl, Rüben, Petersilie, Sellerie. Echium vulgare blühte in seinem Garten ein einziges Mal,

nach einem ausnehmend kalten Winter. Kurz fand in den Gebirgen Birmah's, dass die Abkühlung bei zunehmender Höhe ü. M., eine Beschleunigung der Blüthenentfaltung bei temperirten Pflanzenformen (Rhododendron, Gentiana), eine Verzögerung bei tropischen Formen bedingte. Dass die Tange in den arktischen Meeren im Winter fructificiren, wurde bereits erwähnt. Derartige Einzelbeobachtungen könnten noch mehr gebracht werden. Dagegen fehlt es über diese für die Pflanzengeographie überaus wichtige Frage noch ganz an consequent durchgeführten umfassenden Versuchen.

4. Die Akklimatisation.

Die absoluten Grenztemperaturen des Pflanzenlebens sind für die einzelnen Arten constant, dagegen sind die Cardinalgrade der einzelnen Functionen nach den klimatischen Bedingungen wechselnd; sie sind einer begrenzten Verschiebung nach oben und nach unten fähig, so dass eine in ein anderes Wärmeklima verpflanzte Pflanze sich, wenn letzteres nicht zu verschieden, sich oft den neuen Bedingungen der Temperatur anzupassen, sich zu akklimatisiren vermag. Die Fähigkeit der Akklimatisation ist specifisch durchaus verschieden; bei einzelnen Arten erscheint sie unter natürlichen Bedingungen unbegrenzt, während sie bei anderen nur zwischen sehr engen Schranken stattfindet.

Vollkommene Akklimatisation ist nur dann möglich, wenn sämmtliche Cardinalgrade sich entsprechend den neuen Temperaturen ändern. Findet letzteres bei einzelnen Functionen nicht oder ungenügend statt, so erstreckt sich die Akklimatisation nur auf bestimmte Vorgänge und die Pflanze ist entweder nicht lebensfähig oder vollzieht nicht ihre ganze Entwickelung. Bereits wurde erwähnt, dass viele temperirte Culturpflanzen in den Tropen vegetativ vortrefflich gedeihen, während sie nur selten blühen; in solchen Fällen sind die Cardinalpunkte für das Wachsthum der Blüthen, vielleicht auch für ihre Anlage, nicht oder noch nicht genug in die Höhe gestiegen. Auf der andern Seite kommen manche Gewächse der warmen Zonen in den kühlen nicht zur Blüthe oder nicht zur Frucht, weil das Temperaturminimum ihrer Erzeugung nicht erreicht wird.

Eine Pflanze kann in der Cultur und, wie Befunde in Polarländern und den Alpen zeigen, im Falle reichlicher vegetativer Vermehrung, auch im wilden Zustande existieren, ohne Samen zu bilden. Werden dagegen die Cardinalpunkte für solche unbedingt nothwendige Functionen wie Keimung, Wachsthum, Ernährung etc. in einem neuen Klima nicht entsprechend nach unten oder nach oben geschoben, so ist die Fortexistenz der Pflanze selbstverständlich ausgeschlossen.

Vergleicht man Individuen der selben Art in ungleich warmen Klimaten, so überzeugt man sich leicht, dass bestimmte Functionen im wärmeren Klima an höhere Temperaturen gebunden sind, als im kälteren. Die Cardinalpunkte der Temperatur sind also nicht überall die gleichen. Der Unterschied ist zunächt erblich, so dass z. B. Samen aus einem kalten Gebiet in einem wärmeren einige Jahre lang bei tieferen Temperaturen keimen, als solche derselben Art, die in diesem wärmeren Gebiete entstanden sind und die daraus sich entwickelnden Pflanzen wachsam rascher. Bald jedoch ist in Folge allmählicher Schiebung der Cardinalgrade nach oben der Unterschied verschwunden. Das Umgekehrte geschieht beim Uebergang aus einem wärmeren Gebiet in kältere Gebiete.

„Im Jahre 1852 wurde der Hühnermais (von Hohenheim bei Stuttgart) ausgesäet und geerntet am 22. September, also nach Verlauf von 120 Tagen . . . Nach und nach reifte dieser Mais immer früher und früher, so zwar, dass derselbe 1857 nach 90 Tagen geerntet wurde. Samen desselben Mais von Breslau in demselben Samen und in demselben Beete gesäet, brauchte 122 Tage.“ [1])

Zweige von Holzgewächsen zeigen das gleiche Verhalten wie Samen. A. de Candolle trieb Zweige von Populus alba, Carpinus Betulus, Catalpa bignoniaefolia und Liriodendron Tulipifera, die sich theils in Montpellier, theils in Genf entwickelt hatten, vom 4. Februar an in einem Raume, dessen Temperatur während der Dauer des Versuches zwischen $+7^0$ und $+10^0$ schwankte. Die Genfer Zweige entwickelten ihre Laubknospen früher als die aus Montpellier stammenden.

Durch solche Beobachtungen ist das Vorhandensein einer begrenzten Akklimatisation mit Sicherheit nachgewiesen worden. Weiteren, exacteren Untersuchungen bleibt es vorbehalten, die Weite der möglichen Oscillation der einzelnen Cardinalpunkte zu bestimmen.

H. Mayr hat über die Akklimatisation forstlich wichtiger Bäume in Europa, Nordamerika und Japan Erfahrungen gesammelt, welche allgemeines Interesse für die Frage der Naturalisation im Allgemeinen beanspruchen dürfen.

Danach befinden sich die meisten Holzarten sehr wohl, wenn sie in ein wenig wärmeres Klima versetzt werden, als die Heimat bietet.

„Laubhölzer adaptiren sich leicht an ein wärmeres Klima durch Verlängerung ihres ganzen Entwickelungsganges; unsere einheimische Eiche (Quercus pedunculata) aus ihrer gemässigt warmen Heimat in das klimatisch unmittelbar sich anreihende Gebiet der subtropischen Zone gebracht, z. B. in Kalifornien, ist in der ersten Zeit sehr rasch wüchsig, erreicht in gleicher klimatischer Zone Australiens in 9 Jahren 7 m Höhe. Die japanischen Kohlholzeichen (Quercus glandulifera und serrata) bewirthschaftet man in

[1]) Schübeler l. c. S. 80. — Viele Fälle beschleunigter oder verlangsamter Entwickelung bei H. Hoffmann.

grossem Maassstabe in der subtropischen Zone Japans als Niederwald, wo sie schon mit 8 Jahren so stark sind wie mit 15 Jahren in ihrer eigentlichen Heimath, die Paulownia imperialis im warmen blattwerfenden Laubwalde der Gebirge Japans in seltenen Exemplaren wild wachsend, wird des Holzes wegen in der subtropischen Zone cultivirt, wo sie bei ganz ausserordentlich raschem Wachsthum ein sehr leichtes Holz producirt, das sich nicht wirft und nicht schwindet. Der Baum rentirt dort seine Cultur besser als in der Heimath, aber mit 20 Jahren ist er bereits erschöpft, wird hohl und stirbt ab, während in der Heimath bis vor kurzer Zeit noch Bäume mit 6—7′ Umfang und 48′ bis zu den Aesten nicht selten waren."

„Eben desshalb zeigen auch Pflanzen aus den Subtropen in die Tropen versetzt, eine gesteigerte Wachsthumsenergie in den ersten Jahrzehnten. Der japanische Kampherbaum z. B. gehört der subtropischen Zone der Immergrünen an; in den Tropen Indien's und Java's wächst er ausserordentlich rasch, seine Wuchskraft zertheilt den Schaft in zahllose kräftige Aeste, wodurch der Baum kaum mehr seinen Ahnen gleicht. Dass durch dieses beschleunigte Wachsthum in der Jugend ein früherer Verbrauch der Vitalität, ein früherer natürlicher Tod eintreten wird, ist sehr wahrscheinlich: denn alle in derartige Verhältnisse gebrachte Holzarten kennzeichnet ein auffallend frühzeitiges und überreiches Samenerträgniss. Wird bei dem Anbaue einer Holzart eine Vegetationszone ganz übersprungen, so wachsen die blattabwerfenden Laubhölzer, in die Tropen gebracht, nach den in Indien und Java gemachten Erfahrungen so kümmerlich, dass man sie nicht anbaufähig nennen kann.[1])

Nadelhölzer scheinen sich nach Mayr dem geänderten Klima schwieriger anzupassen als Laubhölzer. So sind die Nadelhölzer der kühlen Region, die Tannen, Fichten und Lärchen, europäische wie japaische, in der subtropischen Region so kümmerlich, vielgipfelig und in die Aeste fahrend, dass sie dort kaum als anbaufähig gelten können."

„Das Verpflanzen aus der wärmeren in die kühlere Zone gibt im Allgemeinen ungünstige Resultate: Alle Holzarten verlieren, wenn sie aus ihrer Heimath (Verbreitungsgebiet) in eine kühlere Region versetzt werden, ihre Wichtigkeit als Culturgewächse, wenigstens vom forstlichen Standpunkte aus wegen Beschädigungen aller Art, Mangel oder Seltenheit an reifen Früchten, geringwerthige Holzproduktion und dergleichen."

„An der warmen subtropischen Küste Südcaliforniens können alle Arten von Palmen und Bäumen aus der tropischen Region cultivirt werden, aber nur zu dekorativen Zwecken, denn sie zeitigen keine Früchte . . ."

„Bei dieser Uebertragung in kühleres Klima begegnet man oft merkwürdigen Erscheinungen; Holzarten werden frostempfindlich, von denen man es nach ihrer einheimischen Lage nicht erwarten sollte; andere erweisen sich als frosthart, die in ihrer Heimath, so lange sie existiren, keine Gelegenheit gehabt, sich gegen Frost zu feien . . ."

„Bekanntlich sind alle Pflanzen gegen Frost während der Winterruhe viel weniger empfindlich, als während der Vegetationszeit im Frühjahre und Herbst;

[1]) Vgl. darüber auch in diesem Buche: Theil III, Abschnitt 1, Kap. II: Die periodischen Erscheinungen in den Tropen.

wie schwierig es für eine Pflanze ist, sich an kühleres Klima anzupassen, geht aus dem Verhalten gegen Spät- und Frühfrost hervor; den Beginn der Entwickelung hinauszuschieben oder die Beendigung derselben zu beschleunigen, mit anderen Worten frosthart zu werden, scheint für viele Arten geradezu unmöglich. Die Gleditschie und Robinie sind in den südlichen atlantischen Staaten zu Hause, einem Gebiete, das hinsichtlich der Wärme im Sommer und Winter, die Dauer der Vegetationszeit unserer wärmsten Weinlande übertrifft; beide Bäume werden weit über ihren Verbreitungsbezirk hinaus in Amerika, Europa und Asien cultivirt; aber während der langen Cultur hat sich keine Rasse gebildet, die durch eine Verkürzung der Vegetationszeit gegen Frühfröste gesichert wäre; dabei stammt bekanntlich der Same der Robinie stets von Exemplaren, die bereits im kühleren Klima erwachsen sind; die Sämlinge behalten die Eigenschaften der Mutter unverändert bei . . .“ (l. c. S. 365—368).

Auswahl der Literatur.

1. Allgemeines.

Ueber Phänologie vgl. das Capitel über Periodische Erscheinungen in den temperirten Zonen. III. Theil. 2. Abschnitt dieses Werkes. Eine Zusammenstellung der Literatur für Mitteleuropa in: Drude. Deutschlands Pflanzengeographie, in welchem Werke die phänologischen Anschauungen eingehend und übersichtlich zusammengestellt sind. Auch: Hoffmann, H. Phänologische Untersuchungen. Giessener Universitätsprogramm. 1887.

Berggren, S. Musci et Hepaticae spetsbergenses K. sv. Vet. Akad. Handl. XIII. 7. 1875.

Kihlman. Pflanzenbiologische Studien aus Russisch Lappland. 1890.

Lindberg. S. O. Förteckning öfver Mossor, insamlade under de svenska expeditionerna till Spitzbergen 1858 och 1861. Öfv. K. sv. Vet. Akad. förh. 1862.

Warming, E. Om Grönlands Vegetation. Medddelelser om Grönland. Kjöbenhavn. 1888.

2. Nullpunkte des Pflanzenlebens.

Askenasy, E. Ueber die Temperatur, welche Pflanzen im Sonnenlicht annehmen. Botanische Zeitung. 1875.

Boussingault. Annales des sciences naturelles. V[e] série. Bd. 10. 1869.

De Candolle, C. et R. Pictet in Archives des sciences physiques et naturelles de Genève. III[e] série. Bd. 2. S. 629.

Cohn, F. Ueber die Flora heisser Thermen. Flora 1862.

Detmer, W. I. Ueber die Einwirkung niederer Temperaturen auf die Pflanze. Forschungen zur Agriculturphysik. 1888.

— II. Beobachtungen über die normale Athmung der Pflanzen. Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. Bd. X. 1892.

Göppert. Ref. in Botan. Jahresb. 1873. S. 263.
Hoppe-Seyler, F. Pflüger's Archiv für die gesammte Physiologie. Bd. 11. 1875.
Kerner, A. v. Botanische Zeitung. 1873.
Kjellman, F. K. Aus dem Leben der Polarpflanzen in: Nordenskjöld, Studien und Forschungen, veranlasst durch meine Reise im hohen Norden. Leipzig 1885.
Mayr, H. Die Waldungen von Nord-Amerika. München 1890.
Middendorff, A. v. Die Gewächse Sibiriens. In: Sibirische Reise. Bd. IV. Theil 1. Lief. 4. 1864.
Molisch, Hans. Das Erfrieren von Pflanzen über dem Eispunkt. Sitzb. d. k. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien. Bd. CV. Abth. I. 1896.
Pechuel-Lösche. Die Loango-Expedition. 3. Abth. 1. Hälfte. Leipzig 1882.
Rabinowitsch, Lydia. Ueber die thermophilen Bakterien. Zeitschr. f. Hygiene. Bd. XX.
Sachs, J. Krystallbildungen bei dem Gefrieren und Veränderung der Zellhäute bei dem Aufthauen saftiger Pflanzentheile. Ber. der math.-phys. Klasse der königl. sächs. Gesellsch. d. Wiss. 1860 (gesammelte Abhandlungen. 1892. I. Seite 3).
— Die vorübergehenden Starre-Zustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane. Flora 1863. (Ges. Abh. I. S. 84).
— Ueber die obere Temperaturgrenze der Vegetation. Flora 1864. (Ges. Abh. I. S. 111).
De Vries, H. Matériaux pour la connaissance de l'influence de la température sur les plantes. Archives néerlandaises. Bd. 5. 1870.
Warming, E. Lehrb. d. ökologischen Pflanzengeographie. 1896. S. 157.

3. Die Cardinalpunkte der Pflanzenfunctionen.

Askenasy, E. Ueber einige Beziehungen zwischen Wachsthum und Temperatur. Ber. d. deutsch. botan. Gesellschaft. Bd. VIII. 1890.
Böhm, J. Ueber die Respiration von Landpflanzen. Sitzb. der Wiener Akad. Bd. 67. Abth. 1. 1873.
Haberlandt, F. In Landw. Versuchsstationen. Bd. 17. S. 104. Bd. 21. 1878 und wissenschaftl.-prakt. Unters. auf d. Gebiete des Pflanzenbaues. Bd. 1. S. 109.
Jumelle, H. Recherches physiologiques sur les lichens. Revue générale de botanique. Tome IV.
Kirchner, O. Längenwachsthum von Pflanzenorganen bei niederen Temperaturen. Cohn's Beiträge zur Biologie d. Pflanzen. Bd. III. 1883.
Kreusler. Beobachtungen über die Kohlensäureaufnahme und -Abgabe der Pflanzen. Dritte Mittheilung. Landw. Jahrb. Bd. 17. 1888.
Pynaert, Ed. Les serres vergers. Traité complet de la culture forcée et artificielle des arbres fruitiers. 4e éd. Gand 1888.
Sachs, J. I. Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur. Pringsheim's Jahrb. Bd. II p. 338.
— II. Ueber den Einfluss der Temperatur auf das Ergrünen der Blätter. Flora 1884. (Ges. Abh. I. S. 137).
Uloth. Flora 1871 u. 1873.

4. Die Akklimatisation.

Candolle, A. de. Des effets d'une même température sur une même espéce, au nord et au midi. Comptes rendus de l'Acad. d. sciences de Paris. 1875. S. 1369.

Hildebrand, F. Die Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen, ihre Ursachen und ihre Entwickelung. Engler's Botan. Jahrbücher. Bd. II. 1881.

Mayr, H. Die Waldungen von Nord-Amerika. München 1890.

Möbius, M. Welche Umstände befördern und welche hemmen das Blühen der Pflanzen. Semarang 1892.

Müller, Fr. Bemerkungen zu Hildebrandt's Abhandlung über die Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen. Engler's Botan. Jahrbücher Bd. II. S. 391. 1882.

Naudin. Ann. d. sc. naturelles. Botanique. VI.e série. Bd. 5. 1877.

Schübeler, S. Die Pflanzenwelt Norwegens. Christiania 1873—1875.

III. Das Licht.

1. Allgemeines. Bedeutung des Lichtes für die Pflanzengeographie. **2. Photometrische Methoden.** Wiesner's Arbeiten. **3. Das Pflanzenleben im Dunkelen. 4. Lichtintensität und Lichtqualität.** Wirkungen des Lichtes ungleicher Intensität auf verschiedene Functionen. Schädlichkeit hoher Lichtintensitäten und entsprechende Schutzmittel. Ungleiche Wirkungen ungleicher Strahlengattungen. Absolute und ökologische Lichtoptima. **5. Sonne und Schatten.** Gesammtlicht, Oberlicht, Vorderlicht, Hinterlicht, Unterlicht. Sonnenlicht und diffuses Licht. Wiesner's Bestimmungen des faktischen Lichtgenusses der Pflanzen. Ungleiches Lichtbedürfniss der Sonnen- und Schattenpflanzen. Vorrichtungen zur Lichtconcentration bei Schattenpflanzen. **6. Tag und Nacht.** Pflanzengeographische Bedeutung der ungleichen Dauer des Tageslichtes. Bonnier's Versuche in continuirlicher Beleuchtung.

1. Allgemeines.

Neben der Feuchtigkeit ist das Licht der mächtigste äussere Factor der Gestalt der Pflanze. Während die Wärme, welche die pflanzliche Maschine in Bewegung setzt und während der ganzen Dauer ihrer Entwickelung und Thätigkeit in erster Linie regulirt, deren Gestaltung nicht wesentlich beeinflusst, ist das Licht, ähnlich wie das Wasser, beim Aufbau des Pflanzenkörpers in hervorragendem Maasse architektonisch betheiligt. Eine bei Lichtabschluss aufgezogene Pflanze ist ganz anders gestaltet, als eine normal beleuchtete, und die Structur ist für jede Stufe der Lichtintensität eine andere.

Die pflanzengeographische Wichtigkeit des Lichtes ist, trotz seiner hervorragenden Bedeutung für Gestaltung und Leben der Pflanze, eine geringere als diejenige der Wärme und der Hydrometeore, indem die Lichtunterschiede klimatischer Gebiete gegen die eben erwähnten Factoren zurücktreten. Doch wurde dieselbe, bis sie neuerdings von Wiesner betont wurde, gewöhnlich unterschätzt. Die ungleiche Intensität der Beleuchtung in den verschiedenen klimatischen Zonen und die zunehmende Dauer des Sonnenlichtes vom Aequator zu den Polen verfehlen nicht, der Vegetation ihren Stempel aufzudrücken. Weit grösser

bleibt allerdings die Bedeutung des Lichtes für die pflanzliche Topographie, da für die Charakterisirung der einzelnen Formationen eines Gebietes die grossen Unterschiede der Beleuchtung wichtig sind.

Im Folgenden finden nur diejenigen Lichtwirkungen, welchen geographische oder topographische Bedeutung nachweisbar zukommt, Berücksichtigung.

2. Photometrische Methoden.

Die Methoden zur Messung der Lichtintensität sind weit weniger vollkommen als die zur Bestimmung der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit dienenden. Nur für den sogenannten chemischen Theil des Spectrums, d. h. für die blauen, violetten und ultravioletten Strahlen ist es Bunsen und Roscoe gelungen, eine Methode ausfindig zu machen, welche den Ansprüchen exacter Forschung einigermaassen genügt. Sie besteht darin, dass ein in bestimmter Weise zubereitetes photographisches Papier, das sogenannte Normalpapier, dem Lichte ausgesetzt und die eintretende Verfärbung unter Berücksichtigung der erforderlichen Zeit mit einem constanten Farbenton, der Normalschwärze, verglichen wird. Bunsen und Roscoe haben festgestellt, dass gleichen Färbungen der im Lichte sich tingirenden Normalpapiere gleiche Producte aus Lichtintensität und Zeit entsprechen.

Als Maasseinheit der chemischen Lichtintensität wird eine Schwärzung des Normalpapiers angenommen, welche mit der Normalschwärze übereinstimmt und im Zeitraum einer Secunde erreicht wird.

Wenn der Ton der Normalschwärze auf dem Normalpapier in 2, 3, 4, 5 . . . n Secunden erreicht wird, so ist die Intensität des Lichtes 1 dividirt durch 2, 3, 4, 5 . . . n.[1])

Die Roscoe-Bunsen'sche Methode wurde von Wiesner, behufs ihrer Anwendung zur Bestimmung des Lichtgenusses der Pflanzen, weiter ausgebildet und wesentlich modificirt. Es stellte sich nämlich heraus, dass sie in ihrer ursprünglichen Gestalt nur zur Messung schwacher Intensitäten geeignet ist, während die Bestimmung hoher Intensitäten in Folge zu schnellen Eintritts des Normaltones, mit Fehlern behaftet ist. Diesen Uebelstand zu beseitigen, bedient sich Wiesner zur Messung hoher Intensitäten einer Scala mehrerer sorgfältig abgestufter, lichtbeständiger Farbentöne.

Die bahnbrechenden Arbeiten Wiesner's beschäftigen sich in erster Linie mit dem Verhältniss des factischen Lichtgenusses der Pflanze (i)

1) Wiesner, V. S. 301—302.

zum Gesammtlichte (I). in $\frac{i}{I}$ wird i = 1 gesetzt und der resultirende Werth, L, als specifischer Lichtgenuss bezeichnet. Wenn z. B. I = 0,756, i = 0,252 gefunden wird, so ist $\frac{i}{I} = \frac{0,252}{0,756} = L = \frac{1}{3}$.

Bei hoher Lichtintensität, wenn z. B. L $^1/_{1.5}$ oder $^1/_2$ beträgt, steigt und fällt der specifische Lichtgenuss proportional dem Tageslichte; L bleibt also constant. Hingegen treten bei sehr geringen Werthen von L tägliche Maxima und Minima des täglichen Lichtgenusses ein, derart, dass ein L (max.), ein L (min.) und ein L (med.) zu unterscheiden sind.

Wird z. B. von einer Pflanzenart angegeben, dass sie bei L: $^1/_{1\cdot1}$—$^1/_7$ gedeiht, so ist dieses dahin zu verstehen, dass sie bei nahezu voller Intensität des Tageslichtes aber auch noch bei dem siebenten Theile desselben, jedoch nicht darüber hinaus, fortkommt. L(max. = $^1/_5$ bedeutet, dass zu einer bestimmten Tageszeit das Licht in einer Baumkrone bis auf $^1/_5$ des Gesammtlichtes steigt; L(min.) = $^1/_{50}$ aber, dass dasselbe zu einer bestimmten Tageszeit bis auf $^1/_{50}$ von I heruntersinkt.

Die soeben kurz skizzirten Methoden Wiesner's, über welche dessen citirte Arbeiten ausführliche Angaben bringen, werden in der Zukunft noch vervollkommnet werden müssen und hoffentlich auf die weniger brechbaren Strahlen ausgedehnt. So wie sie sind, gehören sie bereits zu den unentbehrlichen Hülfsmitteln physiologisch-pflanzengeographischer Forschung.

3. Das Pflanzenleben im Dunkelen.

Es ist, wie früher gezeigt wurde, auf dem Erdball für das Pflanzenleben nirgendwo zu kalt und nur an wenigen Punkten sehr geringer Ausdehnung zu heiss. In Bezug auf das Licht fehlt jede Einschränkung; es ist nirgends zu dunkel, nirgends zu hell, um jedes Pflanzenleben auszuschliessen. Die in den Tiefen der Oceane bei gänzlichem Lichtmangel vermodernden Thierleichen werden durch Bacterien zersetzt; der Koth von Höhlenthieren verschimmelt; der zottigste Pelz, der dickste Hautpanzer schützt den Thierkörper nicht vor den Angriffen krankheiterregender pflanzlicher Parasiten. Die Vegetation im Dunkeln ist jedoch auf Gewächse beschränkt, welche sich auf Kosten organischer Substanz ernähren. Die Reduction des Kohlenstoffes aus der Kohlensäure durch den Chlorophyllapparat ist eine Lichtwirkung. Organismen, die ihren Kohlenstoffbedarf der Kohlensäure entnehmen, gedeihen im Dunkeln so lange als die organischen Reservestoffe reichen, und gehen dann durch Verhungern zu Grunde.

Die Reduction der Kohlensäure ist nicht die einzige Lichtfunction im pflanzlichen Organismus; vielmehr wird noch für zahlreiche andere

Arbeiten diesselbe Kraftquelle benützt. So ist die Chlorophyllbildung, ausser bei den Kryptogamen und Gymnospermen, an die Anwesenheit von Licht gebunden; gleiches gilt von anderen, namentlich rothen und blauen Pigmenten. Die Assimilation der Nitrate in höheren Pflanzen wird durch das Licht mächtig gefördert. Die Laubblätter bleiben im Dunkeln sehr klein. Viele Bewegungen werden nur durch das Licht ausgelöst, andere wiederum durch dasselbe gehemmt.

Im Dunkeln entwickelte Sprosse weichen von normalen in manigfacher Weise ab und werden als vergeilt oder etiolirt bezeichnet. Sie entbehren des Chlorophylls und sind daher weiss oder gelblich. Ihre Axentheile sind weit länger als unter normalen Bedingungen, ihre Blätter hingegen — mit Ausnahme derjenigen der Gräser und einiger anderen Monocotylen — sind sehr klein und meist verkrümmt. Blüthen werden nur selten, sogar bei hinreichender Zufuhr organischer Nahrung, erzeugt und bereits angelegte Blüthenknospen pflegen bald zu Grunde zu gehen; etwa sich ausbildende Blüthen sind meist abnorm gestaltet und schwach oder gar nicht gefärbt.

Etiolirte Pflanzen kommen in der Natur nur selten vor; man sieht sie zuweilen in Höhlen. So fanden wir in der bekannten Guacharrohöhle bei Caripe in Venezuela den Boden stellenweise von einer dichten, bis halbmeterhohen etiolirten Vegetation bedeckt, die aus dem Koth der Guacharrovögel, der einzigen Bewohner der Höhle, hervorgegangen war.

4. Intensität und Qualität des Lichtes.

Die Wirkungen des Lichtes auf die Pflanze sind je nach der Intensität desselben und je nach der einzelnen physiologischen Function fördernd oder hemmend, schaffend oder zerstörend. Die Intensitäten der Beleuchtung, bei welchen die eine oder andere Wirkung eintritt, sind, ähnlich wie diejenigen der Wärme, specifisch verschieden; doch fehlt es darüber noch an exakten Angaben.

Das Längenwachsthum der Axen und Wurzeln hat bei gänzlichem Lichtabschluss sein Optimum. Sehr schwache Lichtintensitäten üben bereits eine retardirende Wirkung und grosse Lichtintensität ruft völligen Stillstand hervor.

Das Flächenwachsthum der Blätter ist im Dunkeln sehr gering: doch erreicht es bereits bei sehr mässiger Lichtintensität sein Optimum. Zunahme der Beleuchtung wirkt retardirend, schliesslich hemmend. Das Dickenwachstum der Blätter hat sein Optimum bei bedeutend höherer Intensität des Lichtes als das Flächenwachsthum, daher stark beleuchtete Blätter klein und dick sind.

Die Entwickelung der Laubknospen der Bäume findet erst oberhalb einer bestimmten, nicht sehr niedrigen Intensität des Lichtes statt; schwache Beleuchtung bedingt das Absterben der Aeste, das sogenannte Reinigen der Bäume. (Wiesner V.)

Die Lichtwirkungen auf Entstehung und Entwickelung der Reproduktionsorgane, die für höhere Pflanzen namentlich von Sachs, Möbius und Vöchting, für niedere Pflanzen von Klebs näher untersucht wurden, sind von hervorragender pflanzengeographischer Bedeutung. Namentlich konnte Vöchting für zahlreiche Phanerogamen nachweisen, dass bei schwacher Beleuchtung die Blüthenbildung entweder ganz unterbleibt oder nur unvollkommen ist. Im Innern eines einfensterigen Zimmers mit ONO-Beleuchtung wurden Blüthenknospen meist nur in geringer Zahl oder gar nicht angelegt, während das vegetative Wachsthum normal blieb oder sogar (Mimulus Tilingi) abnorme Ueppigkeit aufwies. Bereits angelegte Knospen gingen auf frühen Stadien zu Grunde; andere entwickelten reducirte und abnorm gestaltete Blüthen; chasmogame Blüthen wandelten sich in kleistogame um, wie überhaupt die Verkümmerung viel früher das Perianth als die Geschlechtsorgane traf. Der störende Einfluss zu schwacher Beleuchtung kam bei Sonnenpflanzen (z. B. Malva vulgaris) bereits bei höheren Intensitäten des Lichtes als bei Schattenpflanzen (z. B. Impatiens parviflora) zum Vorscheine.

Unter den vom Lichte bedingten chemischen Vorgängen gehört die Bildung des Chlorophylls sowie diejenige der Pigmente brauner und rother Algen zu den genügsamsten; sie erreicht bereits bei sehr mässigen Intensitäten ihr Optimum. Das Lichtminimum für die Reduction der Kohlensäure liegt beträchtlich höher als für die Bildung der erwähnten Farbstoffe und die Intensität des Vorganges steigt proportional derjenigen des Lichtes. Ein Optimum, nach dessen Ueberschreitung die Assimilationscurve herabsteigen würde, fehlt; letztere scheint vielmehr gleichmässig zu steigen, bis die Zerstörung der Pigmente, durch intensives Licht, ihr ein Ende setzt.

Sehr intensives Licht wirkt, ganz abgesehen von den begleitenden Wärmeerscheinungen, tödtlich auf das Protoplasma. Unter natürlichen Bedingungen sind nur wenige pflanzliche Organismen empfindlich genug, um der Gefahr des Lichttodes ausgesetzt zu sein. Zu denselben gehören viele Bacterien und einige grössere Wasserpflanzen, namentlich Algen, welche auf sehr schwache Lichtintensitäten gestimmt sind und zu Grunde gehen, sobald ihr Standort, z. B. durch die fortschreitende Jahreszeit, stärker beleuchtet wird. Am häufigsten dürfte der Lichttod erst indirekt, nämlich in Folge der Zerstörung der bei der Assimilation betheiligten Pigmente, eintreten indem ganz entfärbte Algen nach dem Verbrauch der Reservestoffe, durch Verhungern zu

Grunde gehen. Die Landpflanzen sind unter normalen Verhältnissen weit resistenter; Absterben ganzer Pflanzen oder auch nur einzelner Glieder als Folge zu starker Beleuchtung scheint bei ihnen nicht vorzukommen. Dennoch erleiden sie häufig eine weitgehende Zerstörung ihres Chlorophylls. Die Vegetation sehr sonniger Standorte ist niemals rein grün, sondern zeigt stets eine Beimengung gelber und brauner den Zersetzungsprodukten des Chlorophylls entsprechender Töne. Es wird später gezeigt werden, dass das intensive tropische Licht sogar das gänzliche Verbleichen des Laubes bedingen kann.

Das Schutzbedürfniss der Pflanzen, speciell ihrer Chromatophoren, gegen zu intensives Licht kommt in zahlreichen Vorrichtungen zum

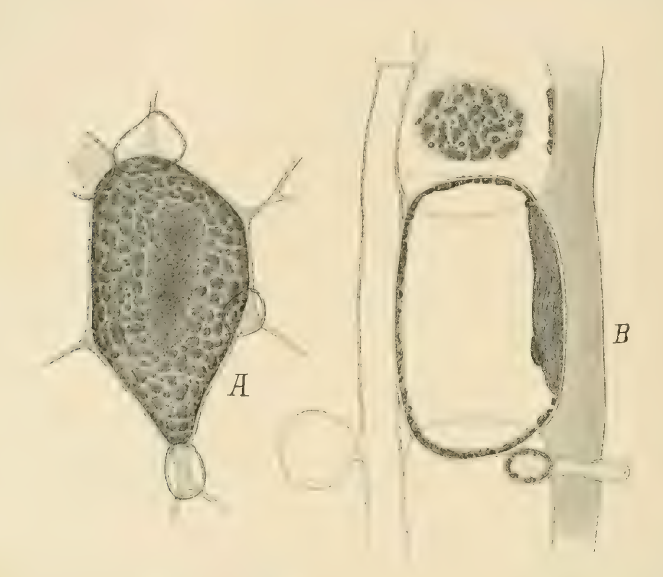


Fig. 38. Chylocladia reflexa. *A* Oberflächenzelle mit kleiner reflectirender Platte, von der Fläche gesehen. *B* Seitenansicht einer solchen Zelle. Vergr. 450. Nach Berthold.

Vorschein, die namentlich bei den sehr lichtempfindlichen Wasserpflanzen grosse Vollkommenheit erreichen können.[1]) Lange und dichte Haarüberzüge verhüllen viele Meeresalgen wie mit einer schattenspendenden Wolke; andere Algen erzeugen in ihren Zellen eigenthümliche lichtabsorbirende Platten, die, ähnlich wie Fensterläden, bei starker Beleuchtung die peripherischen Wände bedecken, bei abnehmender Beleuchtung aber auf die Seitenwände geschoben werden (Fig. 38). Endlich sind viele Algen in ihrer ganzen Wuchsart von dem Schutzbedürfniss gegen das Licht beherrscht. Alle diese Vorrichtungen sind natürlich in den stark durchleuchteten Meeren niederer Zonen stärker

[1]) Berthold I.

ausgeprägt als in den hohen Zonen, wo das an sich schon weniger intensive Licht in Folge des schiefen Einfalls der Strahlen, durch die Wasserfläche in höherem Maasse zurückgeworfen wird.

Die Schutzmittel gegen Beleuchtung sind bei Landpflanzen weniger ausgeprägt und fallen meist mit solchen gegen Transpiration zusammen, so dass es zur Zeit kaum möglich erscheint zu entscheiden, welcher der beiden Gefahren eine bestimmte Schutzvorrichtung ihren Ursprung verdankt. Dahin gehören z. B. mannigfache Bewegungen und fixe Lichtlagen der Blätter, durch welche dieselben sich dem direkten Anprall der Sonnenstrahlen entziehen, ferner Haarüberzüge, glatte, stark reflektirende Oberflächen, mannigfache Faltungen u. s. w. [1])

Die Lichtwirkungen auf Pflanzen sind nicht bloss von der Quantität, sondern auch von der Qualität der Beleuchtung abhängig. Die verschiedenen Strahlengattungen haben ungleiche physiologische Bedeutung und da sie von Luft und Wasserdampf in ungleichem Maasse absorbirt werden, so ist die Frage nach der Wirksamkeit der einzelnen Theile des Spectrums pflanzengeographisch nicht unwesentlich.

Die schwächer brechbare Hälfte des sichtbaren Spectrums, vom Roth bis zum Anfang des Grüns, enthält die für die Reduction der Kohlensäure durch das Chlorophyll wirksamsten Strahlen. Ob die Wirksamkeit im Roth am grössten ist, entsprechend dem stärksten Absorptionsstreifen des Chlorophylls, oder im Gelb, wie es viele Versuche wahrscheinlich machten, ist noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen und für die hier in Betracht kommenden Fragen ohne grosse Bedeutung. [2])

Die Entstehung des Chlorophylls ist an die Anwesenheit gelben oder orangegelben Lichtes gebunden. Die blauen und violetten Strahlen sind die bei der Assimilation der Nitrate thätigsten. [3]) Sie sind es auch, die hemmend auf das Wachsthum wirken und die bei hohen Intensitäten das Chlorophyll zerstören uud das Plasma tödten.

Die ultravioletten Strahlen sind nach Sachs bei der Blüthenbildung in hervorragendem Maase betheiligt. Doch sind bisher diesbezügliche Versuche nur mit einer einzigen Pflanze, Tropaeolum majus, angestellt worden.

Neben den absoluten Optima der Beleuchtung, welche für gewisse Functionen mit sehr ungünstigen ökologischen Bedingungen zusammenfallen — so ist das Lichtoptimum des Wachsthums der Axen und gewisser Blätter = o, d. h. Dunkelheit — giebt es, wie für die

---

[1]) Wiesner II. Johow.

[2]) Diese Fragen sind auf Grund der Untersuchungen Pfeffer's, Reinke's, Engelmann's etc. in allen Handbüchern der Pflanzenphysiologie eingehend discutiert.

[3]) Ueber die Assimilation der Nitrate und die damit zusammenhängende Bildung der organischen Kalksalze vgl. Schimper I und II.

Wärme, auch für das Licht ein ökologisches Lichtoptimum, welches dem normalen Gesammtleben der Pflanze entspricht und aus den harmonischen Lichtoptima (vgl. S. 50) der einzelnen Functionen zusammengesetzt ist. Die Pflanze sucht sich in verschiedener Weise in den Besitz des ökologischen Lichtoptimums zu setzen. Viele mit Cilienbewegung versehene Algen sammeln sich an Stellen von bestimmter, meist mässiger Lichtintensität und fliehen die Stellen, wo eine andere, ihnen weniger zusagende Beleuchtung herrscht. Feststehende und daher in ihren Bewegungen beschränkte Pflanzen und Pflanzentheile erstreben die gleichen Vortheile durch die freien und beweglichen Stellungen ihrer Laubblätter sowie durch die heliotropischen Krümmungen, durch welche, je nach Bedürfniss, stärkere oder schwächere Beleuchtung erreicht wird. Aehnliches wird häufig durch Bewegungen der Chlorophyllkörner bewerkstelligt.[1])

In der Natur dürften diese verschiedenartigen Bewegungen die Pflanzen meist in die günstigsten Bedingungen der Belichtung bringen; doch nicht immer. Vollkommenheit wird auch hier nicht erreicht. Unter den so ungleich lichtbedürftigen Functionen gewinnt manchmal die eine zum Nachtheil der anderen die Oberhand. Noch häufiger sind solche unharmonische Störungen unter künstlichen Bedingungen, wo Pflanzenarten, die an ihren natürlichen Standorten wohl oft ein zu wenig, aber kaum je ein zuviel Licht empfangen, sehr zum Nachtheil ihrer Oekologie, ja, zum Theil auf Kosten ihres Lebens, die ihren absoluten Optima entsprechenden Lichtintensitäten aufsuchen.

5. Sonne und Schatten.

Sonne und Schatten, als Bezeichnungen für die Beleuchtung pflanzlicher Standorte, waren sehr unbestimmte Begriffe, bis Wiesner dieselben in bestimmte Formeln des faktischen Lichtgenusses der Pflanzen einzwängte.

Sogar anscheinend sehr gut beleuchtete Pflanzen erhalten nur einen Theil des gesammten Tageslichtes. In dem nahezu ungeschwächten Genusse desselben befindet sich bloss, und zwar zu ihrem Nachtheile, die Vegetation ebener Wüsten und anderer schwach bewachsener horizontaler Flächen. Die im Waldschluss wachsenden Bäume und das Unterholz bekommen hauptsächlich Oberlicht, die Lianen und Epiphyten an Baumstämmen und Felswänden Vorderlicht; Hinterlicht und Unterlicht haben meist nur geringe Bedeutung, doch sah ich in Venezuela eine kleine Oncidiumart constant die Unterseite

[1]) Vgl. z. B. Stahl I u. II, Wiesner III, Schimper III.

der horizontalen Aeste des Calebassenbaumes (Crescentia Cujete) einnehmen.

Von den beiden Formen des Tageslichtes ist das direkte Sonnenlicht weniger wichtig für das Pflanzenleben als das diffuse Licht. Die meisten Gewächse werden nur an wenigen Stellen ihrer Oberfläche oder auch gar nicht von den Sonnenstrahlen getroffen; ausserdem pflegen sie sich deren Einwirkung durch entsprechende Stellungen und Bewegungen ihres Laubes zu entziehen.

Die Schwächung der Lichtintensität durch Gezweig und Laub der Pflanze ist viel beträchtlicher, als man es nach dem Augenschein annehmen würde. So bestimmte Wiesner[1]) an einem sonnigen Märztage (dem 27.) in Wien die Intensität des gesammten Tageslichtes auf 0.712, diejenige in Hundertschrittentfernung vom Rande des noch unbelaubten Waldes auf 0.355, die des Baumschattens auf 0.166.

Die Schwächung des Lichtes ist unter belaubten Bäumen, namentlich in belaubten Beständen, natürlich noch weit beträchtlicher als unter nacktem Gezweige. So betrug nach Wiesner die Lichtintensität an einem sonnigen Märztage in Wien 0.666, im Schatten einer 8 m hohen, beinahe bis zum Grunde verzweigten Fichte nur noch 0.021; am selben Tage war bei I = 0.518 unter einem 1 m hohen Buxusstrauche die Lichtintensität 0.017. Anfang Mai waren die Lichtintensitäten des Gesammtlichtes, des Lichtes in den Kronen eines Rosskastanienbestandes und des Schattenlichtes unter dem letzteren 0.500 bezw. 0.070 und 0.017. Diese Werthe verhalten sich zu einander wie 29 : 21 : 1.

In welch' hohem Maasse die Pflanzen sonniger und schattiger Standorte durch ihre Gestalten vom Lichte beherrscht sind, wurde namentlich neuerdings durch vergleichende Culturversuche Wiesner's nachgewiesen. Sempervivum tectorum z. B. ist eine typische Sonnenpflanze. Bei einer mittleren maximalen Lichtintensität von 0.04, wie sie bei vielen Standorten von Schattenpflanzen normal ist, giebt dasselbe ihre charakteristische Rosettenform auf. Sie verlängert ihre Internodien, verkleinert ihre Blätter, verliert einen Theil ihres Chlorophylls. Das Optimum für das Flächenwachstum der Blätter liegt demnach hier bei einer ziemlich hohen Lichtintensität; bei noch höherer Lichtintensität nimmt das letztere wieder ab.

Wiesner cultivierte Pflanzen von Sempervivum tectorum, theils bei einer mittleren Lichtintensität von 0.305 (I), theils bei einer solchen von 0.152 (I'). In I' war die durchschnittliche Maximallänge der Blätter 31 mm, ihre Breite 15 mm, während die correspondirenden Werthe für I 26 mm bezw. 13.5 mm waren.

Noch bei anderen Sonnenpflanzen, wie der Kartoffel, der Bohne, wurde von Wiesner eine fördernde Wirkung des Blattwachstums durch

---

[1]) III. S. 307.

das Licht bis zu einer ziemlich hohen Intensität beobachtet, oberhalb welcher eine Verlangsamung eintrat. Für Schattenpflanzen liegt das Optimum bereits bei viel schwächerer Beleuchtung.

So erreichte das Blatt von Scolopendrium officinarum im Dunkeln eine Länge von 76 mm (Breite 11 mm), bei I = 0.083 die Maximallänge von 228 mm (Breite 25 mm), bei I = 0.247 eine Länge von nur noch 152 mm. (Breite 20 mm.) Hingegen wirkte überall positive Beleuchtung hemmend auf das Wachsthum der Stengel. Kartoffelsprosse reagiren schon deutlich bei I = 0.0008, während erst bei I = 0.451, also bei sehr intensivem Lichte, Abnahme des Blattwachsthums sichtbar wird.

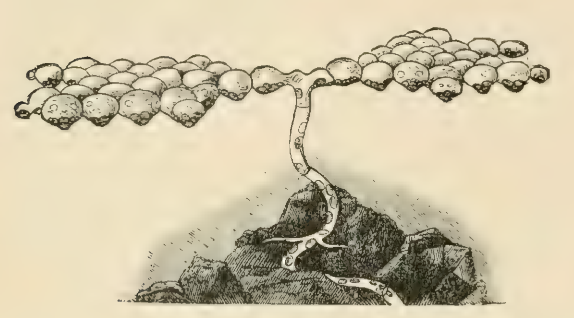


Fig. 39. Vorkeim von Schistostega osmundacea in natürlicher Lage, stark vergrößert. Nach F. Noll.

Alle diese Werthe werden im absolut feuchten Raume herabgesetzt; doch werden die Lichtwirkungen dadurch keineswegs eliminirt.

Das Lichtminimum der Blüthenbildung liegt bei Schattenpflanzen tiefer als bei Sonnenpflanzen: dennoch pflegen die ersteren weniger Blüthen zu erzeugen als die letzteren. Das Innere des Waldes ist weniger blüthenreich als die Wiese, und gewisse Gebiete mit intensiver oder lange andauernder Beleuchtung, wie die höchsten Vegetationsregionen der Gebirge, die Polarländer, viele Wüsten sind durch grossen Blüthenreichthum ausgezeichnet. Allerdings wirken in diesen Fällen noch andere Factoren mit.

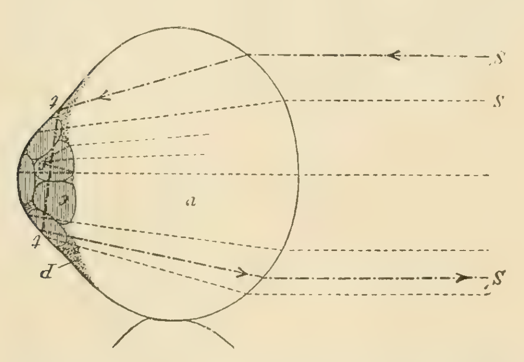


Fig. 40. Optischer Durchschnitt einer Protonemazelle von Schistostega osmundacea, in der der Gang der Lichtstrahlen einconstruirt eist. *S' S'* ein Strahl, der an der Hinterwand total reflektirt wird. *P* Plasma, *c* Chlorophyll, *v* Zellsaft. Nach F. Noll.

Ausser durch die äussere Plastik unterscheiden sich Sonnen- und Schattenpflanzen noch durch die innere Structur, namentlich ihres Laubes. Wie durch Trockenheit, wird auch durch intensives Licht die Bildung der Palissadenzellen gefördert. Sonnenblätter besitzen Chlorophyll nur in ihrem Mesophyll, Schattenblätter aber ausserdem, zuweilen sogar vorwiegend in der

Epidermis. Besonderes Interesse bieten bei vielen Schattenpflanzen die Vorrichtungen zur Concentration der Lichtstrahlen auf den Chlorophyllapparat.

Die Beleuchtungsapparate bei Pflanzen wurden zuerst von Noll für das Protonema von Schistostega osmundacea, dem höhlenbewohnenden Leuchtmoos, nachgewiesen und genauer untersucht (Fig. 39—40). Dieses Protonema, welchem allein die Eigenschaft des Leuchtens zukommt, ist tischähnlich geformt und besteht aus einem dünnen Fuss, welcher eine zweilappige Platte trägt. Die Zellen der letzteren sind linsenförmig, an der Oberseite kugelkappenähnlich gewölbt, unterwärts conisch ausgebuchtet; die Chlorophyllkörner sind im schmalen Basaltheil angehäuft, während der obere Theil als vollkommen hyaline, glasartige Linse wirkt. Wie Noll des näheren zeigt, werden die in der Nähe der optischen Axe einfallenden Strahlen so gebrochen, dass sie sich auf die Chlorophyllkörner concentriren und dieselben, da sie kurz vor dem Brennpunkte der Linse in der optischen Axe zusammenliegen, intensiv beleuchten. Jedes einzelne Chlorophyllkorn wirkt dann vermöge seines stärkeren Brechungsvermögens noch einmal wie eine kleine Linse und lässt die es treffenden, schon convergirenden Strahlen in seinem Innern stärker convergiren, sodass die Intensität der Beleuchtung an seiner hinteren Fläche eine weitere Steigerung erfährt. Es resultirt also aus dem Gesammtstrahlengang eine grelle Beleuchtung des Chlorophyllaparates, der in der optischen Axe nahe dem Focus zusammengedrängt ist.[1]) Das Leuchten ist eine physikalisch nothwendige, für die Pflanze bedeutungslose Nebenerscheinung.

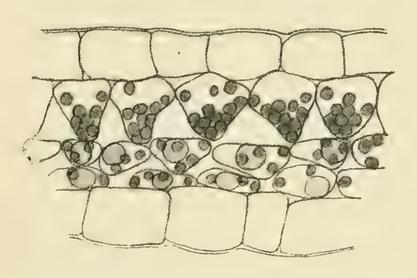


Fig. 41. Argostemma montanum, Java. Querschnitt durch ein Blatt im tiefsten Schatten. Vergr. 200.

Aehnliche Vorrichtungen zur Beleuchtung des Chlorophyllapparates zeigen sich, wenn auch nicht immer mit solcher Vollkommenheit, noch bei anderen Schattenpflanzen. Die Papillen, welche die sammetartige Oberfläche vieler tropischen Schattenkräuter überziehen, wirken concentrirend auf die Lichtstrahlen.[2]) Aber auch bei nahezu glatten Blättern lassen sich, wie die Fig. 41 zeigt, ähnliche Anpassungen nachweisen. Dieselbe stellt den Querschnitt des Blattes von Argostemma montanum, einem im tiefsten Schatten der Gebirgswälder Java's häufigen Kraute, dar.

Ganz unaufgeklärt ist der bläuliche, metallene Glanz mancher Pflanzen

---

[1]) l. c. S. 482.

[2]) Stahl IV.

des tiefen Schattens, der in intensiverem Grade nur einige tropische Selaginella- und Trichomanesarten auszeichnet, als weniger augenfällige Erscheinung jedoch ziemlich verbreitet und auch bei uns, z. B. bei Sambucus nigra, nachweisbar ist. Die merkwürdige Erscheinung ist an hellen Standorten nie vorhanden und muss daher irgendwie mit der schwachen Beleuchtung sehr schattiger Plätze zusammenlaufen.

6. Tag und Nacht.

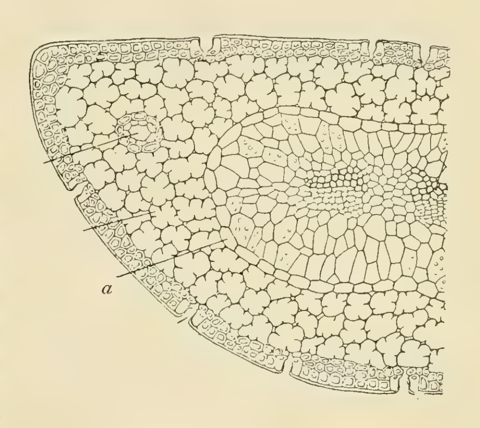
Die durch das Licht beherrschten Vorgänge des Pflanzenlebens sind zum grössten Theile streng an die Tagesstunden gebunden; doch treten in gewissen Fällen Nachwirkungen mehr oder weniger langer Dauer störend ein. Davon abgesehen, ist das Leben der Pflanze ein anderes bei Nacht als bei Tage. Dieses geht schon aus oberflächlicher Betrachtung hervor. Die Blätter zahlreicher Gewächse nehmen die Nachtstellung ein, welche häufig, aber nicht immer, der durch intensive Beleuchtung bedingten Profilstellung ähnlich ist. Viele Blüthen schliessen sich bei eintretender Dunkelheit, während andere, weniger zahlreiche, sich erst dann öffnen; manche Blüthen entwickeln nur bei Nacht ihren Duft. Nähere Untersuchung zeigt, dass entsprechend der Lichtabnahme, die Assimilation Abends zunächst geschwächt und dann ganz unterdrückt wird, um erst im Morgenlicht wieder anzuheben. Der hemmende Einfluss des Lichtes auf das Wachsthum[1]) zeigt hingegen keine so unmittelbare Abhängigkeit von der Intensität der Strahlung, sondern erreicht seine volle Geltung erst in den Nachmittags- oder Abendstunden, während das Maximum des Wachsthums meistens nicht Nachts, sondern in den frühen Tagesstunden eintritt.

Die zunehmende Dauer des Sonnenlichtes vom Aequator zum Pol wirkt sicher modificirend auf die täglichen Schwankungen des Pflanzenlebens, welche sogar innerhalb der Polarkreise ganz aufhören dürften, falls sie nicht theilweise, ähnlich wie andere periodische Erscheinungen, auf inneren Ursachen beruhen und durch äussere Einflüsse, wo solche vorhanden sind, bloss regulirt werden. Auch abgesehen davon ist die längere, aber weniger intensive Beleuchtung in den Polargebieten ein pflanzengeographischer Factor, dessen Bedeutung bereits von Schübeler erkannt und namentlich von Bonnier, Flahault, Kjelmann und Curtel genauer untersucht wurde.

Die Arbeiten der genannten Forscher werden in dem den Polarländern gewidmeten Abschnitte eingehende Berücksichtigung finden. An dieser Stelle sollen, als von allgemeiner Bedeutung, nur die Experimente berücksichtigt werden, die Bonnier über die Wirkung con-

[1]) Vgl. z. B. die Arbeiten von Baranetzki, Godlewski.

tinuirlicher elektrischer Beleuchtung auf die Pflanzenentwickelung anstellte. Um das elektrische Licht dem Sonnenlichte möglichst ähnlich zu machen, wurde der Reichthum des ersteren an ultravioletten Strahlen durch dicke Glasplatten geschwächt. Quantitativ war das benützte elektrische Licht allerdings bedeutend schwächer als Tageslicht, ein Umstand, der auf die Resultate wohl beeinflussend, aber, wie Versuche mit unterbrochener elektrischer Beleuchtung (12 Stunden hell, 12 Stunden dunkel) nicht bedingend wirkte. Die Versuchsobjecte waren sehr verschiedenartig, theils holzig, theils krautig, und wurden durch mehrere Monate cultivirt.



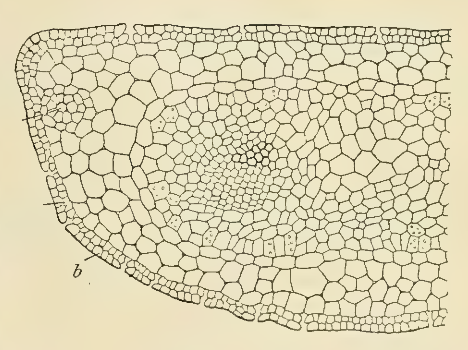


Fig. 42. Querschnitt durch die Nadel von Pinus austriaca. *a* im gewöhnlichen (unterbrochenen), *b* im continuirlichen elektrischen Lichte. Nach Bonnier.

Die continuirlich beleuchteten Pflanzen unterschieden sich von den normal gewachsenen, sowie von den unterbrochen elektrisch beleuchteten in auffallendster Weise durch viel grösseren Reichthum an Chlorophyll; auch tiefgelegene, sonst chlorophyllfreie Theile, wie die Innenrinde, die Markstrahlen und das Mark holziger Axen waren grün. Die Axen waren kürzer als unter normalen Bedingungen, die Blätter kleiner und dicker, die Blüthen normal ausgebildet, aber intensiver gefärbt. Die innere Structur (Fig. 42) zeigte grosse Aehnlichkeit mit derjenigen etiolirter Pflanzen: so waren die Palissaden schwach oder kaum ausgebildet, die Fasern und verholzten Elemente quantitativ zurücktretend, die Zellwände sämmtlich dünner, der histologische Bau überhaupt weniger differenzirt als in normal gewachsenen Pflanzen. Auch die unterbrochen elektrisch beleuchteten Objekte wiesen Anzeichen von Vergeilung auf, dennoch waren sie den im Tageslicht gewachsenen weit ähnlicher als die continuirlich beleuchteten. Die ununterbrochene Dauer der Beleuchtung ist dementsprechend als die wesentliche Ursache der Abweichungen anzusehen.

Manche dieser Abweichungen lassen sich auf Grund bekannter Lichtwirkungen erklären; namentlich gilt dieses von dem Kürzerwerden

der Axen, von der intensiveren Färbung der Blüthen, vielleicht auch von der Reduction der Blätter. Andere Erscheinungen sind zur Zeit nicht erklärlich, wie die stärkere Chlorophyllbildung und die Vereinfachung der inneren Structur. Ob die etwas abweichende qualitative Zusammensetzung des elektrischen Lichtes dabei im Spiele ist, werden Versuche in den Polarländern zeigen müssen. Zu Gunsten der Ansicht, dass es sich dabei um auch für Sonnenlicht gültige Wirkungen handelt, scheint der Umstand zu sprechen, dass im hohen Norden gewachsene Pflanzen nach Bonnier einfachere histologische Differenzirung als die gleichen Arten im mittel- und südeuropäischen Hochgebirge aufweisen, und dass Individuen solcher Arten, im continuirlichen Licht cultivirt, den am Pole gewachsenen ähnlich werden. (Vgl. den Abschnitt über die polare Vegetation in Theil III dieses Werkes.)

Auswahl der Literatur.

1. Allgemeines.

Warming, E. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Berlin 1896. S. 13 u. f. Ausserdem namentlich die weiter unten citirten Arbeiten Wiesner's.

2. Photometrische Methoden.

Bunsen und Roscoe. Photometrische Untersuchungen. VI. Abhandl. Meteorologische Lichmessungen. Poggendorff's Annalen. Bd. 117. 1862.

Wiesner, J. Untersuchungen über das photochemische Klima von Wien, Cairo und Buitenzorg (Java). Denkschriften d. math.-naturw. Klasse d. kais. Akad. d. Wiss. Bd. LXIV. 1896.

3. Das Pflanzenleben im Dunkeln.

Die für die Pflanzengeographie wenig wichtigen Erscheinungen des Pflanzenlebens in anhaltender Dunkelheit sind, wegen ihrer grossen physiologischen Bedeutung, der Gegenstand zahlreicher Arbeiten geworden, über welche z. B. Pfeffer's Physiologie 2. A. nachzusehen ist.

4. Lichtintensität und Lichtqualität.[1])

Baranetzki, J. Die tägliche Periodicität im Längenwachsthum. Mém. de l'Acad. d. Sc. de St. Petersbourg 1879.

[1]) Aus der ausserordentlich reichen Literatur sind nur solche Arbeiten entnommen, die für pflanzengeographische Fragen in Betracht kommen dürften.

Berthold, G. I. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsheim's Jahrb. Bd. XIII.

— II. Die Vertheilung der Algen im Golf von Neapel. Mittheil. d. botan. Stat. zu Neapel. 1882.

de Candolle, C. Etude de l'action des rayons ultraviolets sur la formation des fleurs. Annales des sciences physiques et naturelles. Genève 1897.

Dehérain. Sur l'évaporation de l'eau et la décomposition de l'acide carbonique par les feuilles des végétaux. Annales d. sciences natur. Botanique. V^e série. 1869.

Godlewski. I. Die Art und Weise der wachthumretadirenden Lichtwirkung und die Wachsthumstheorien. Anzeigen der Akademie der Wissenschaften in Krakau. 1890. (Rev. gén. d. bot. Bd. III. S. 327.)

— II. Ueber die Beeinflussung des Wachsthums der Pflanzen durch äussere Factoren. Ibid. 1890.

— III. Ueber die tägliche Periodicität des Längenwachsthums. Ibid. 1889.

Haberland, G. Eine botanische Tropenreise.

Johow, Fr. Ueber die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortsverhältnissen. Pringheim's Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XV. 1884.

Jost, L., Ueber den Einfluss des Lichtes auf das Knospentreiben der Rothbuche. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. 1894. S. 188.

Kerner, A. v. Pflanzenleben. 1 A. II. S. 504 u. f.

Klebs, G. Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. Biolog. Centralblatt. Bd. XIII. 1893.

Lothelier. Influence de l'éclairement sur la production des piquants des plantes. Comptes rendus de l'Académie des sciences. Paris. 1891.

Möbius, M. Welche Umstände befördern und welche hemmen das Blühen? Mededeelingen v. d. Proefstation Midden-Java. 1892. u. Biolog. Centralblatt. 1892.

Oltmanns, Fr. Ueber die Cultur- und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Pringsheim's Jahrb. für wiss. Botanik. Bd. XXIII. 1892.

Pringsheim, N. Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunction in der Pflanze. Monatsb. der Berliner Akademie. 1879. u. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XII.

Sachs, J. I. Ueber die Durchleuchtung der Pflanzentheile. Sitzb. der Kais. Akad. in Wien. Bd. 43. I^te Abth. 1860. (Ges. Abhandl. I. S. 167.)

— II. Ueber den Einfluss des Tageslichtes auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane. Botan. Zeit. 1863. (Ges. Abhandl. I. S. 179.)

— III. Wirkung des Lichtes auf die Blüthenbildung unter Vermittlung der Laubblätter. Botan. Zeit. 1864. (Ges. Abhandl. I. S. 229.)

— IV. Wirkungen farbigen Lichtes auf Pflanzen. Botan. Zeit. 1864. (Ges. Abhandl. I. S. 261.)

— V. Ueber die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blüthenbildung. Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg. Bd. III. 1887. (Ges. Abhandl. I. S. 293.)

— VI. Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Bildung des Amylum in den Chlorophyllkörnern. Botan. Zeit. 1862. (Ges. Abhandl. I. S. 332.)

— VII. Ein Beitrag zur Kenntniss der Ernährungsthätigkeit der Blätter. Arbeit. d. botan. Inst. zu Würzburg. Bd. III. 1884. (Ges. Abhandl. I. S. 354.)

Schimper, A. F. W. I. Ueber Kalkoxalatbildung in den Laubblättern. Botanische Zeitung. 1888.
— II. Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze. Flora 1890.
— III. Untersuchungen über die Chlorophyllkörper etc. Pringsheim's Jahrbücher. Bd. XVI. 1885.
Stahl, E. I. Ueber sogenannte Kompasspflanzen. Jenaische Zeitschr. für Naturw. XV. 1881.
— II. Ueber den Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen. Botanische Zeitung. 1880.
Wiesner, J. I. Untersuchungen über die Beziehungen des Lichtes zum Chlorophyll. Sitzb. der Kais. Akad. d. Wiss. zu Wien. Bd. 69. Abth. I. 1874.
— II. Die natürlichen Einrichtungen zum Schutz des Chlorophylls der lebenden Pflanze. S. A. aus Festschrift zur Feier des 25jährigen Bestehens der K. K. zool.-botan. Gesellsch. in Wien. 1876.
— III. Ueber die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. 2 Abtheilungen. 1878 u. 1880. S. A. aus den Denkschriften der Wiener Akademie. I p. 37, II p. 13.
— IV. Formänderungen von Pflanzen bei Cultur im absolut dunklen Raume und im Dunkeln. Berichte der deutschen botan. Gesellschaft. 1891.
— V. Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete. Erste Abhandlung. Orientirende Versuche über den Einfluss der sogenannten chemischen Lichtintensität auf den Gestaltungsprocess der Pflanzenorgane. Sitzungsber. der Wiener Akad. Bd. 102. 1893.
— VI. Beobachtungen über die fixe Lichtlage der Blätter tropischer Gewächse. Sitzb. der Wiener Akad. Bd. 103. Abth. I. 1894.

5. Sonne und Schatten.

Géneau de Lamarlière, L. Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et au soleil. Revue générale de botanique. Tome 4. S. 481.
Noll, F. Ueber das Leuchten von Schistostega osmundacea Schimp. S. A. aus Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg.
Stahl, E. I. Ueber den Einfluss der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. Botanische Zeitung. 1880.
— II. Ueber sogenannte Kompasspflanzen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. XV. 1881.
— III. Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standorts auf die Ausbildung der Laubblätter. Jenaische Zeitschrift. Bd. XVI. 1883.
— IV. Ueber bunte Laubblätter. Ann. du jard. de Buitenzorg. T. XI.
Wiesner, J. Bemerkungen über den faktischen Lichtgenuss der Pflanzen. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch. Generalversammlungsheft. Jahrg. 1894.
— II. Untersuchungen über den Lichtgenuss der Pflanzen mit Rücksicht auf die Vegetation von Wien, Cairo und Buitenzorg (Java). Sitzb. d. Kais. Akad. d. Wiss. zu Wien. Bd. C. IV. Abth. I. 1895.
— III. Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete. Erste Abh. Sitzb. d. Wiener Akad. Abth. I. Bd. 102. 1893. Vergleiche ausserdem die übrigen unter 4 citirten Arbeiten desselben Verf.

6. Tag und Nacht.

Baranetzki. Die tägliche Periodicität des Längenwachsthums. Mémoires de l'Acad. d. sciences de St. Pétersbourg. 1879.

Godlewski. Vergl. unter 4, I—III.

Bonnier, G. Influenze de la lumière électrique continue sur la forme et la structure des plantes. Revue générale de botanique. Tome VII. 1895.

Bonnier et Flahault. Observations sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques du milieu. Ann. des sciences naturelles. Bot. VIe série. Tome VII. 1879.

Curtel, G. Recherches physiologiques sur la transpiration et l'assimilation pendant les nuits norvégiennes. Revue générale de botanique. Tome II. 1890.

Kjellman, F. K. Aus dem Leben der Polarpflanzen. In Nordenskjöld, Studien und Forschungen veranlasst durch meine Reise im hohen Norden. Leipzig. 1885.

Schübeler, C. I. Die Pflanzenwelt Norwegens. Kristiania 1875.

— II. Nature 1891.

IV. Die Luft.

1. Der Luftdruck. Wachsthum bei vermindertem und erhöhtem Luftdruck. Versuche Wieler's und Jaccard's. Der Luftdruck im Hochgebirge. **2. Die Luft in den Gewässern.** Löslichkeit, Zusammensetzung und Diffusion der Luft im Wasser. Vorrichtungen zu Aufnahme und Transport des Sauerstoffs bei Wasserpflanzen. Aërenchym und andere Durchlüftungsgewebe. Pneumatophoren. Versuche G. Karsten's und Greshoff's. **3. Der Wind.** § 1. Wind und Baumwuchs. Mechanische Wirkungen. Trocknende Wirkungen. Grosse Schädlichkeit der letzteren für den Baumwuchs. § 2. Der Wind und die Reproduction. Anemophile Blätter. Ihre Häufigkeit an windigen Standorten. Anemophile Aussäungsvorrichtungen. Vorkommen der letzteren. Bedeutung für Verbreitung auf weite Entfernungen. Beobachtungen Treub's auf Krakataua.

Nicht die endlos mannigfachen Beziehungen der Vegetation zur Atmosphäre sollen in diesem Kapitel behandelt werden, sondern nur einige Erscheinungen, welche zur ökologischen Charakteristik bestimmter Pflanzenformationen gehören oder mit der Verbreitung der Arten zusammenhängen.

1. Der Luftdruck.

Wie Wieler und Jaccard nachgewiesen haben, entspricht der Druck der Atmosphäre innerhalb der von Organismen bewohnten Schicht der letzteren keineswegs dem absoluten Optimum des Pflanzenwachsthums. Vielmehr bedingt eine Abnahme der Partiärpressung des Sauerstoffs — denn nur die letztere und nicht der Gesammtdruck kommt dabei in Betracht — eine Beschleunigung des Wachsthums, bis eine für jede Art constante niedere Druckhöhe, nach deren Ueberschreitung wiederum Verlangsamung eintritt, erreicht wird. So entspricht das absolute Luftdruckoptimum des Wachsthums bei Helianthus annuus einem Druck von ca. 100 mm, bei Vicia Faba aber einem solchen von ungefähr 200 mm. Zunahme des Luftdrucks über 760 mm [bezw. der entsprechenden Sauerstoffspannung) bedingt bis ca. $2^1/_2$ Atmosphären Verlangsamung, dann aber Beschleunigung des Wachsthums, sodass das letztere zwei absolute Optima des Luftdrucks besitzt, welche

beide in bedeutendem Abstande der in der bewohnten Luftzone herrschenden Druckverhältnisse sich befinden, das eine bei viel niedrigerer, das andere bei viel höherer Sauerstoffspannung.

Nach Jaccard bedingt Abnahme der Sauerstoffspannung nicht bloss rascheres Wachsthum, sondern ausserdem reichere Verzweigung der Axen und Wurzeln, sowie Grösserwerden der Blätter.

Wie beträchtlich die Förderung des Wachsthums durch Verdünnung der Luft ist, geht aus folgender Tabelle Jaccard's hervor, in welcher R Wachsthum in Luft von 15 cm Druck, O solches bei normalem Luftdruck bedeutet:

	R.	O.
1. Topinambur, Knollen mit 1 cm langen Trieben, in 8 Tagen	40 cm	4,5 cm
2. Vicia Faba, 3—4 cm hoch, in 8 Tagen	22 cm	0.8 cm
3. Oxalis crenata, Knollen mit 2 hohen Trieben	35 cm	3.5 cm
4. Bellis perennis, 3—4 cm hohe Pflänzchen, in 15 Tagen .	10 cm	6 cm
5. Veilchen, 3 cm hohe Pflänzchen in 15 Tagen	8 cm	6 cm
6. Küchenzwiebel, mit 3—3$^1/_2$ cm hohen Trieben, in 10 Tagen	16 cm	6 cm

Schwächere Verdünnungen üben entsprechend geringere Wirkungen aus und wurden trotz ihrer grösseren Bedeutung für das Pflanzenleben in der Natur, durch Wieler und Jaccard, kaum oder gar nicht berücksichtigt. Nur in einem Versuche des letztgenannten Forschers mit Weizenkeimlingen kam ein Druck von 35 cm zur Anwendung. Die Versuchspflanzen erreichten in 23 Tagen eine Länge von 20 cm anstatt 17$^1/_2$ cm bei gewöhnlichem Luftdruck.

So starke Luftverdünnungen wie in den meisten Versuchen Wieler's und Jaccard's zeigen sich in der Natur nur auf den höchsten Gipfeln des Himalaya, z. B. auf dem 8839 m hohen Gaurisankar, wo, die Lufttemperatur am Meeresniveau gleich 25^0 C. gestellt, ein Druck von 26 cm herrscht. Der Luftdruck von 35 cm, bei welchem der oben erwähnte Versuch mit Weizenkeimlingen angestellt wurde, entspricht ungefähr dem Niveau von 6000 m, wo im Tibet noch eine stattliche phanerogamische Pflanze, die im Abschnitt über die Höhenvegetation besprochene und abgebildete Saussurea tridactyla, ihren normalen Standort hat. Es erscheint demnach keineswegs ausgeschlossen, dass einiger Pflanzenwuchs, wenn auch nur kryptogamischer, noch beträchtlich höher vorhanden sei. Auf jeden Fall jedoch sind die Pflanzen, die in solcher Höhe vorkommen, dass ihr Wachsthum in Folge des geringeren Luftdrucks eine merkliche Beschleunigung gegenüber dem Tieflande erfahren würde, nach den bisherigen Erfahrungen zu urtheilen, sehr wenig zahlreich. Eine definitive Beantwortung der Frage ist übrigens erst von Versuchen mit typischen Höhenpflanzen zu erwarten.

Wenn auch nicht direkt, so haben doch indirekt die Unterschiede des Luftdrucks in verschiedener Höhe hervorragende pflanzenphysiolo-

gische Bedeutung, indem Feuchtigkeit, Wärme und Licht von dessen Grösse abhängig sind. Die Modificationen, welche die letzgenannten Factoren in Folge der Abnahme des Luftdrucks erleiden, bedingen die an späterer Stelle zu besprechenden Einflüsse des Höhenklimas auf die Vegetation.

2. Die Luft in den Gewässern.

Die im Wasser gelöste Luft ist procentig reicher an Sauerstoff und viel reicher an Kohlensäure als diejenige der Atmosphäre. Dennoch ist die der Pflanze zur Verfügung stehende Sauerstoffmenge in ersterem geringer als in letzterem. Nach Forel enthält ein Liter Wasser an der Oberfläche des Genfer Sees:

	O	N	CO^2
bei 5° C	7.3 cc	13.6 cc	0.6 cc
bei 20° C	5.7 „	10.7 „	0.3 „

Da die Luft im Wasser nur sehr langsam diffundirt, so kann bei fehlender Bewegung Sauerstoffmangel leicht eintreten. Die Pflanzen stiller Gewässer sind dementsprechend mit Vorrichtungen zur möglichsten Ausnutzung der erreichbaren Sauerstoffmengen, und zwar sowohl der im Wasser gelösten als der bei der Kohlensäureassimilation gebildeten, ausgerüstet, während diejenigen stark bewegter Gewässer, wo die Durchlüftung eine viel ausgiebigere ist, derartige Anpassungen nur in geringerem Grade aufweisen.

Die im Verhältniss zur Masse beträchtliche Grösse der Oberfläche der Wasserpflanzen hängt offenbar in erster Linie mit den Bedürfnissen der Sauerstoffaufnahme zusammen. Einen interessanten Beleg zu Gunsten dieser Anschauung lernte ich durch meinen Collegen und Freund Noll kennen. Derselbe cultivirte Caulerpa prolifera im stillen Wasser eines Aquariums und erhielt auf diese Weise vollkommen gesunde, aber höchst eigenartig modificirte Pflanzen (Fig. 43). Die sogenannten Blätter, die unter normalen Bedingungen bekanntlich zungenförmig und ganzrandig sind, lösen sich bei solchen Aquariumexemplaren in zahlreiche dünne Zipfel auf, wodurch natürlich eine beträchtliche Vergrösserung der Oberfläche stattfindet. Der Unterschied erinnert ganz auffallend an den zwischen Wasserblättern und Luftblättern vieler Wasserpflanzen existirenden.

Die ungünstigen Bedingungen der Sauerstoffzufuhr führten bei den Wasserpflanzen zu einer beträchtlichen Weiterentwicklung der bereits bei den festländischen Ancestralformen vorhanden gewesenen Luftgänge. Letztere stellen bei den Wasserpflanzen geräumige Röhren dar (Fig. 44), welche den von den assimilirenden Zellen gebildeten

Sauerstoff den Verbrauchsorten, d. h. den nicht grünen athmenden Theilen zuführen.[1])

Holzgewächse, deren Wurzeln und Stammbasen sich in stagnirendem und daher schlecht durchlüftetem Wasser befinden, sind mit Vorrichtungen zur Sauerstoffaufnahme aus der Atmosphäre versehen. So ist der Stamm mancher sumpfbewohnenden Bäume an seiner Basis stark angeschwollen und in Folge des Auseinanderreissens der Gewebe, in der Mitte hohl; die Höhlung stellt einen Luftspeicher dar, welcher durch Lenticellen und Intercellularen mit der Atmosphäre zusammenhängt. In der Regel jedoch stehen bestimmte Gewebe oder sogar ganze Glieder in dem Dienst der Sauerstoffzufuhr und zeigen eine entsprechende Organisation.



Fig. 43. Caulerpa prolifera im Aquarium, mit Auswüchsen versehen. Nat. Gr.

Besonders verbreitet ist bei den Holzpflanzen des nassen Bodens das zuerst von Schenck genau geschilderte und in seiner Function klar erkannte Aërenchym[2]), eine dem Kork homologe, aber von demselben histologisch und ökologisch durchaus abweichende Gewebeart. Dasselbe umhüllt die in nassem Boden steckenden holzigen Stammtheile und Wurzeln vieler Pflanzen mit einem mächtigen, schwammigen, rissigen Mantel (Fig. 45), welcher, anstatt des ganz fehlenden Korks, vom Phellogen begrenzt wird. Solches Aërenchym (Fig. 46) besteht aus locker verbundenen, zartwandigen, völlig unverkorkten Zellen, zwischen welchen breite Intercellulargänge ein continuirliches und reich verzweigtes Durchlüftungssystem bilden. Die Mündungen der Canäle grenzen zwar in den zahlreichen Rissen direkt an das Wasser, doch dringt das letztere in dieselben nicht ein. Das Aërenchym ist nicht auf die benetzten Theile beschränkt, sondern erstreckt sich etwas über die Wasseroberfläche hinaus. Doch nimmt es in der Luft nach aufwärts schnell an Dicke ab und geht in gewöhnlichen Kork über. Zuweilen ist die Bildung des Aërenchyms auf die Lenticellen beschränkt,

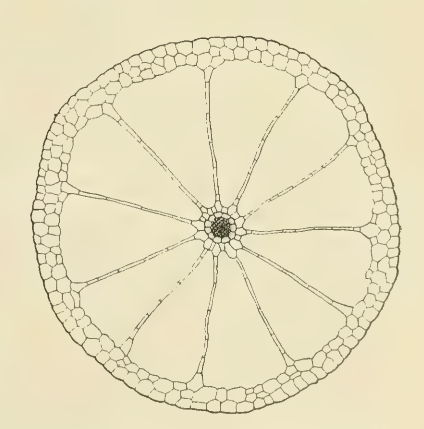


Fig. 44. Elatine Alsinastrum. Stammquerschnitt. Vergr. Nach H. Schenck.

[1]) Vgl. z. B. Schenck I, Göbel II. Bd. 2. Wasserpflanzen.

[2]) Schenck II.

aus welchen es blumenkohlartig hervorquillt, während das übrige Phellogen auch unter Wasser typischen Kork erzeugt.

Die Durchlüftungsgewebe der Holzpflanzen sind nicht immer phellogenen Ursprungs. In manchen Fällen übernimmt die mächtig entwickelte und von breiten Luftcanälen durchzogene primäre Rinde den Transport des Sauerstoffs, welcher theils durch grosse Lenticellen aus der Atmosphäre, theils aus dem Wasser entnommen wird (Rhizophora, Bruguiera, Avicennia etc.). Seltener befinden sich die Luftcanäle vornehmlich in der secundären Rinde (Laguncularia)[1]. Endlich ist bei verschiedenen Leguminosen das Holz als Lufgewebe entwickelt und besteht aus dünnwandigen, luftführenden, an Grösse und Gestalt den Cambiumzellen ähnlichen Tracheïden, welche durch offene Poren mit einander communiciren. Solches Luftholz bedingt durch massige Entwickelung starke Anschwellung der Stammbasen.

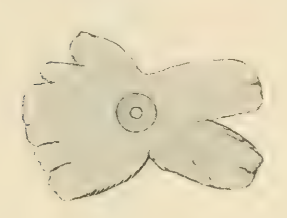


Fig. 45. Querschnitt durch den Stengel von Caperonia heteropetaloides Müller Arg. mit Aërenchymhülle. Nat. Gr. Nach H. Schenck.

In vielen Fällen sind gewisse Seitenwurzeln als Sauerstoffpumpen ausgebildet und dieser Funktion entsprechend von anderen Wurzeln abweichend gebaut. Derartige Athmungswurzeln oder Pneumatophoren (Jost) zeigen sich z. B. bei den in seichten Gewässern der wärmeren Zonen häufigen Sträuchern und Halbsträuchern der Gattung Jussiaea, wo sie von Schenck näher untersucht wurden (Fig. 47). Diese Gewächse bewohnen seichte, ruhige Stellen der Gewässer und entwickeln aus ihren im Schlamm kriechenden Rhizomen theils positiv geotropische, normale in den Boden dringende Nebenwurzeln, theils anscheinend nicht geotropische schwammige Athmungswurzeln, die in Folge ihres Luftgehalts aufrecht im Wasser stehen und ihr Längenwachsthum bei Erreichung der Oberfläche abschliessen. Die Athmungswurzeln sind im Gegensatz zu den Bodenwurzeln meist einfach, seltener corallenartig verzweigt und von einem mächtigen, schneeweissen Aërenchymmantel umhüllt.

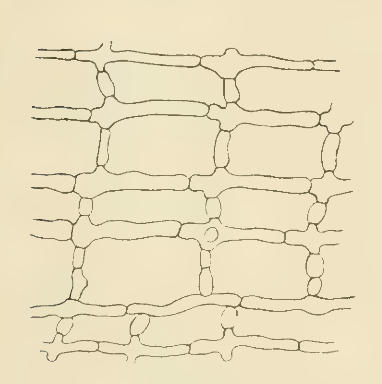


Fig. 46. Caperonia heteropetaloides Müller Arg. Aërenchym des Stammes, quer. Vergr. 96. Nach H. Schenck.

Derartige als Pneumatophoren wirkende Seitenwurzeln zeigen sich

[1]) Vgl. z. B. Schenck III, Schimper, Karsten. [2]) Schenck III. [3]) de Bary, S. 514 und Göbel II, Bd. 2, S. 263.

in mannigfacher Ausbildung noch bei vielen anderen Gewächsen. Sie sind nicht immer untergetaucht, sondern ragen in der Mehrzahl der Fälle, wenigstens zeitweise, in die Luft hinein und besitzen dann entsprechend andere Eigenschaften als unter dem Wasser wachsende. Die Structur solcher emporragender Athmungswurzeln ist fest, ihr Durchlüftungsgewebe ist nicht Aërenchym, sondern luftführendes Kork- oder Rindengewebe und ihr aufrechter Wuchs ist nicht passiv, sondern activ und durch negativen Geotropismus bedingt. Derartige Pneumatophoren stellen häufig sehr stattliche Gebilde dar, wie diejenigen von Eugeissona tristis, einer auf nassem Boden wachsenden Palme, wo sie

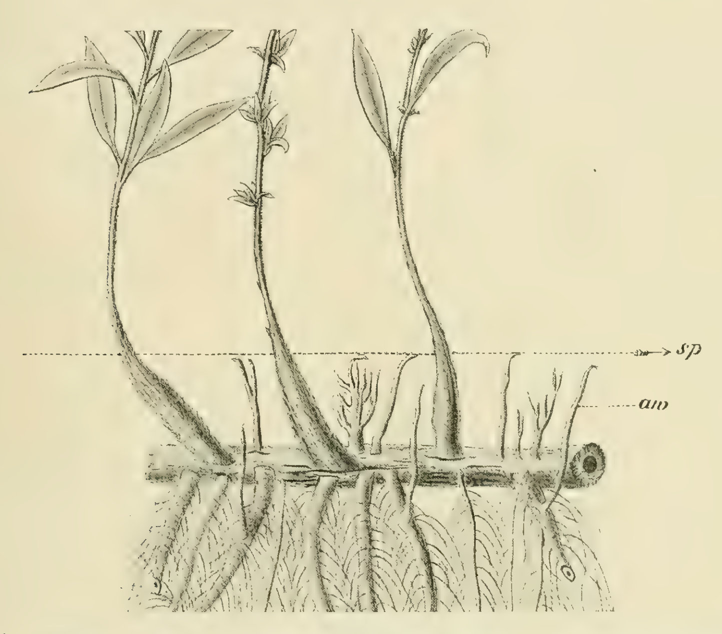


Fig. 47. Jussiaea peruviana L. Mit Pneumatophoren (*aw*) unter dem Wasserniveau *sp*. $^1/_3$ nat. Gr. Nach H. Schenck.

1 $^1/_2$ m Höhe und 3 bis 5 cm Dicke erreichen, wie die eigenartigen „Kniewurzeln" der Sumpfcypresse, Taxodium distichum (Fig. 48), die in Grösse und Gestalt von Zuckerhüten aus dem oft überschwemmten Boden südlich-nordamerikanischer Sümpfe hervorragen, oder die in mannigfacher Weise modificirten Wurzelbildungen der Sträucher und Bäume der Mangrove, welche in einem späteren Capitel, im Zusammenhang mit der eben erwähnten tropischen Formation, geschildert werden sollen.

Die ökologische Bedeutung der Durchlüftungsgewebe und Pneumatophoren ist bis jetzt vornehmlich aus morphologischen Merkmalen gefolgert worden und wäre daher hypothetisch geblieben, wenn

G. Karsten und Greshoff sie nicht für einen Fall, nämlich für die Pneumatophoren von Bruguiera eriopetala, im Botanischen Garten zu Buitenzorg nachgewiesen hätten. Es ergab sich für den untersuchten Pneumatophor eine „überaus grosse Arbeitsleistung", nämlich eine sehr starke Ausscheidung von Kohlensäure (einmal über 45 cm in einer Stunde), welche, wie der Vergleich mit der Athmung des ganzen Wurzelsystems einer jungen Pflanze zeigte, ganz unverständlich sein würde, „wenn man das erhaltene Resultat nur auf die Thätigkeit des zu Tage liegenden Stücks Wurzel beziehen wollte". Nur die Annahme, dass die untersuchte Wurzel als Austrittsstelle für einen grösseren Theil des Wurzelsystems dient, macht die hohen Zahlen verständlich.

3. Der Wind.

Die Vegetation windiger Gegenden zeigt manche Eigenthümlichkeiten, die theils als unmittelbare Windwirkungen, theils als Anpassungen an solche aufzufassen sind. Derartige Einflüsse der Luftbewegungen treten sowohl in der vegetativen wie in der reproduktiven Sphäre zum Vorschein.

§ 1. **Wind und Baumwuchs.** Landschaften mit beinahe constant stark bewegter Atmosphäre, wie flache Küsten und Inseln, welche den ersten Anprall des Seewindes erhalten, oder hochgelegene freie Stellen der Gebirge, sind im Allgemeinen durch abnormen Baumwuchs, wenn solcher überhaupt vorhanden, charakterisirt, während die niedrige Vegetation einen Einfluss des Windes nur wenig oder gar nicht zeigt. Der Unterschied zwischen baumartigem und niedrigem strauch-krautartigem Wuchs in Bezug auf die Windwirkungen ist durch die Zunahme der Luftbewegung mit steigender Entfernung vom Boden bedingt.

Nach den Messungen Stevenson's in Edinburgh zeigen die Geschwindigkeiten des Windes folgende Unterschiede mit zunehmender Höhe[1]):

Höhe in '	Geschwindigkeit in engl. Meilen pro Stunde.		
	I.	II.	III.
1/2	6.9	9.2	22.2
4	9.8	12.4	25.6
9	10.1	13.8	31.6
14	10.5	14.3	33.7
25	11.3	15	37.1
51	12.1	16.3	42.7

1) Van Bebber. S. 152 u. f.



Fig. 48. Florida: Rand eines Sumpfwaldes am Monroe See. Taxodium distichum, mit Tillandsia usneoides behangen; zwischen den Stämmen etwa 1 m hohe Kniebildungen (Pneumatophoren); ringsum, auf dem Wasser schwimmend, Eichhornia crassipes. Nach einer Photographie des Herrn Webber.



Fig. 49. Bananen (Musa sapientum). Ceylon. Im Vordergrunde: Manihot utilissima. Nach einer Photographie.

Es ist auf Grund der vorstehenden Tabelle wohl begreiflich, dass nur wenig über den Boden sich erhebende Gewächse die Wirkungen der Winde weit weniger spüren, als hochwachsende, also in erster Linie als Bäume.

Der Wind wirkt auf die Gewächse theils direkt durch Zug und Druck, theils indirekt, durch Beschleunigung der Transpiration, und diese Wirkungen sind um so



Fig. 50. Links Prunus spinosa, rechts Crataegus oxyacantha, durch den Einfluss des Seewindes verbogen und einseitig verzweigt. Nordküste von Seeland, Dänemark. Nach einer Photographie von Herrn Prof. Dr. Warming.

stärker, als die Pflanze höheren Wuchs besitzt oder sich an höherem Standorte befindet.

Die direkte Beeinflussung des Pflanzenwuchses durch die Winde zeigt sich meist nur da in augenfälliger Weise, wo letztere constant und in bedeutender Stärke wehen. Es ist an solchen Standorten eine gewöhnliche Erscheinung, dass Stämme und Aeste der Bäume durch die herrschenden Winde von ihrer normalen Wachsthumsrichtung abgelenkt werden, um der Windrichtung zu folgen (Fig. 50). Dass solche Bäume auch direkte Beschädigung erleiden, wie Astbrüche, Zerfetzen der Blätter u. s. w., ist selbstverständlich. Das Zerfetzen der Blätter baumartiger oder hoher Gewächse und hochgewachsener Kräuter in

Folge von Luftbewegungen kann jedoch auch als ganz normale nutzbringende Erscheinung auftreten, wie bei der Banane (Fig. 49) und einigen anderen Pflanzen, deren riesige Blätter in der Jugend ganzrandig sind und es an windstillen Orten auch bleiben, an mehr offenen Stellen dagegen stets zerfetzt sind. Die Functionen der Blätter werden dadurch in keiner Weise beeinträchtigt; die letzteren kommen vielmehr durch die grössere Beweglichkeit der Segmente mit reichlicheren Luftmengen in Berührung und erfahren eine entsprechende Förderung ihres Gasaustausches.

Erhebliche mechanische Beschädigungen durch besonders starke Stürme sind häufiger in gewöhnlich windstillen als in gewöhnlich



Fig. 51. Einfluss des Windes auf den Baumwuchs: Vertrocknete Aeste. Nach Borggreve.

windigen Gegenden, theils weil die in letzterem Falle von Stamm und Zweigen angenommene Wuchsart einen Schutz bedingt, *theils weil ein continuirlicher Zug, wie Hegler zeigte, Zunahme der Festigkeit und der mechanischen Gewebe bedingt.*

Die mechanischen Wirkungen des Windes sind keineswegs die für die Oekologie hochwachsender, namentlich baumartiger Gewächse am meisten in Betracht kommenden. Sie zeigen sich in ausgeprägter Weise meist nur da, wo sehr starke und continuirliche Luftströmungen herrschen und bewirken auch in solchen Fällen vornehmlich unschädliche Abweichungen von der normalen Gestalt. Durch die mechanischen Wirkungen des Windes kann der vernichtende Einfluss, welcher den Baumwuchs in gewissen Gegenden ganz

ausschliesst[1]) und sich vornehmlich im Winter geltend macht, nicht erklärt werden. Der Wind muss vielmehr, wie Focke es zuerst aussprach, eine direkt tödtende Eigenschaft besitzen. Davon zeugen „die zahlreichen, kurz und starr aufstrebenden Aeste, die in exponirten Lagen an der Oberseite der Sträucher und an den Baumkronen und zwar hauptsächlich an deren Windseite zu sehen sind, ohne jedoch Spuren äusserer Beschädigung erkennen zu lassen.“[2]) (Fig. 51.)

Die direkt tödtende Wirkung wird, wie namentlich Kihlman zeigte, durch übermässige Förderung der Transpiration durch den Wind verursacht. Weht der Wind gar während des Frostwetters, also zu einer Zeit, wo ein Ersatz des Wasserverlustes durch Zufuhr aus dem Boden und dem Stamm unmöglich ist, so wird die Wirkung leicht eine verheerende. Frostschäden sind, wie bereits früher gezeigt wurde,[3]) meist nicht auf die Temperatur an sich, sondern auf Austrocknung während des Frostes zurückzuführen.

Verdunstung ist allerdings ganz allgemein schwächer bei tiefer als bei hoher Temperatur, doch kommt trockenen, kalten Winden eine auffallend grosse wasserentziehende Kraft zu. Ein drastisches Beispiel wird von Middendorf erwähnt, der einen gewaschenen, steifgefrorenen Lederhandschuh ausserhalb des Zeltes bei windigem Frostwetter aufhing und nach einer Stunde völlig ausgetrocknet fand.

Die trocknenden Wirkungen des Windes und ihre resultirenden Folgen sind, wie in einem späteren Kapitel[4]) gezeigt werden soll, von grosser geographischer Bedeutung, indem sie die Grenze des Baumwuchses polwärts und in vertikaler Richtung bedingen.

§ 2. **Der Wind und die Reproduktion.** Die Flora offener, windiger Landschaften zeigt nicht minder als in den vegetativen, auch in den reproduktiven Functionen den Einfluss der Luftbewegungen. Windblüthigkeit, d. h. Anpassung an Bestäubung durch den Wind ist an offenen Standorten, wo die Luft bewegt zu sein pflegt, weit häufiger als im windstillen Innern der Wälder. Die Hauptmasse, wenn auch nicht der Artenzahl nach, der Grasflur- nnd Sumpfgewächse sind Windblüthler, wie Gräser, Seggen, Binsen, Arten von Plantago, Sanguisorba, Thalictrum etc. Auch hohe Bäume sind in vielen Fällen auf Windbestäubung angewiesen, wie die Coniferen und die meisten Amentaceen. Hingegen sind die Sträucher und Kräuter des Waldes vornehmlich Insektenblüthler. Am klarsten jedoch wurde der Zusammenhang zwischen Wind und Windblüthigkeit für die Külsteninseln der Nordsee

[1]) So sagt z. B. Borggreve: „Vielfach hört man z. B. die Behauptung aufstellen, dass eine Bewaldung der schleswigschen Westküsten und Inseln durchaus unmöglich sei.“ (S. 251).

[2]) Kihlman S. 68.

[3]) S. 45.

[4]) Zweiter Theil. I. Die Formationen.

nachgewiesen, z. B. auf Spiekeroog, wo W. J. Behrens im Mai ein Drittel der blühenden Arten mit anemophilen Ausrüstungen versehen fand. Dieselben zeigten sich namentlich in der Nähe des Wattlands, wo die Winde heftig wehen, während die insektenblüthigen Arten, zusammen mit ihren Bestäubern, die ruhigen Standorte bewohnten. Im Kapitel V (Die Thiere) sind die Beziehungen zwischen insularen Standorten und Bestäubungsart des näheren besprochen.

Deutlicher noch als bei der Bestäubung zeigt sich bei den Aussäungsvorrichtungen ein Zusammenhang mit dem gewöhnlichen Grade der Luftbewegung des Standorts. Anemophile Anpassungen der Samen oder der die letzteren einschliessenden Früchte, wie winzige Grösse, geringes specifisches Gewicht, Flügel- und Haaranhänge zeigen sich vornehmlich in weiten ebenen Grasfluren (Steppen, Savannen), in Wüsten, in offenen Sümpfen, an den offenen Standorten hoher Gebirge. Da wird man in der Regel vergeblich nach Beeren suchen. Vorrichtungen für den Transport durch Thiere fehlen zwar nicht; sie weisen aber nicht auf beerenfressende Vögel hin, sondern auf die fressenden Vierfüssler, in Sümpfen auch auf die thierische Nahrung suchenden Sumpfvögel, an welchen solche Samen äusserlich hängen bleiben. Dagegen sind unter den Sträuchern und Kräutern der Wälder und Büsche die Beerenfrüchte und andere Anpassungen an die Thiere des Waldes gewöhnliche Erscheinungen. Hohe Bäume und Lianen sind wiederum oft mit anemophilen Aussäungsvorrichtungen versehen, und sogar manche der im Waldinnern wachsenden Epiphyten zeigen ähnliches Verhalten. Die Samen oder Sporen der letzteren sind jedoch so klein und leicht, dass die im Walde herrschenden schwachen vertikalen Strömungen genügen, um dieselben in durchaus zweckentsprechender Weise längs der Stämme und Aeste fortzubewegen, bis sie in Folge ihrer Klebrigkeit an der Rinde hängen bleiben oder sich in Spalten der Weiterbewegung entziehen.

Von der Regel, dass an sehr windigen Standorten anemophile Aussäungsvorrichtungen überwiegen, bilden die Küsten eine Ausnahme. Das Meer ist der Vehikel der Samen der meisten Strandhalophyten. Pflanzenarten, deren Samen durch den Wind leicht fortbewegt werden, aber im Meere sinken, würden sich auf dem Strande schwer behaupten können, indem ihre Samen bald landeinwärts, wo Halophyten sich nicht behaupten können, bald in das Meer, wo nur Schwimmvorrichtungen vom Untergang retten, fortgeweht werden würden. Schwächere Luftbewegungen, welche für den Transport des Pollens genügen, kommen den Samen weniger zu Gute, um so mehr, als der glatte lose Sand die auf den Boden gefallenen anemophilen Samen nicht festhält, sondern dem Spiele des Windes überlässt.

Die pflanzengeographisch wichtigste der an die anemophilen Aus-

säungsvorrichtungen sich knüpfenden Fragen, diejenige ihrer Leistungsfähigkeit, ist für grössere Entfernungen noch nicht endgültig gelöst worden. A. de Candolle und Kerner schätzen sie, wenigstens für die Phanerogamen, sehr niedrig. Die Samen der letzteren sollen durch den Wind nur auf kurze Entfernungen fortgetragen werden können, während der erstgenannte Forscher für die Sporen der Kryptogamen die Möglichkeit eines weiteren Transports zugiebt. Danach wäre die Verbreitung der Samen durch den Wind zunächst nur eine lokale Erscheinung und würde erst durch ihre häufige Wiederholung im Laufe der Generationen geographische Bedeutung erlangen. Zu Gunsten dieser Ansicht lässt sich allerdings der Umstand geltend machen, dass der Transport von Samen und Sporen durch den Wind über weite Wasserflächen, z. B. nach oceanischen Inseln, trotz wiederholter Behauptungen in diesem Sinne, noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden ist. Andererseits lässt sich die Anwesenheit verschiedener Pflanzenarten auf solchen Inseln nur durch die Annahme einer Vermittelung des Windes erklären.

Dass eine Verbreitung von Samen durch den Wind über Meeresarme von mindestens 20 Seemeilen Breite thatsächlich stattfindet, wurde von Treub nachgewiesen, welcher im Inneren der in solcher Entfernung von Java befindlichen Insel Krakatau, drei Jahre nach der Eruption, die dieselbe mit einer mächtigen Lavaschicht überströmt hatte, elf Farne zwei Compositen- und zwei Grasarten fand, deren Sporen, bezw. Samen nur durch die Vermittelung des Windes dorthin gelangt sein konnten.

Demnach sind es in erster Linie Farne, welche von den Nachbarinseln aus das verwüstete Innere von Krakatau wieder besiedeln; es sind aber auch Farne, welche die Hauptvegetation recenter vulkanischer Inseln in grosser Entfernung von Continenten bilden, z. B. diejenige von Ascension, welche kleine Insel beinahe ganz von Farnen bedeckt ist. Die durch Meeresströmungen verbreiteten Pflanzen entbehren in der Regel geeigneter Vorrichtungen, um in das Innere zu gelangen, namentlich wo das letztere bergig ist und weit fliegende beerenfressende Vögel kommen, ausser durch seltene Zufälle, erst wenn Bäume vorhanden sind. Nur zwei phanerogamische Strandpflanzen wurden von Treub auch im Innern nachgewiesen, Scaevola Koenigii und Tournefortia argentea, deren Samen so klein und leicht sind, dass der Wind sie bis auf die Berge fortbewegen konnte. Durch Thiere verbreitete Pflanzen fehlten damals noch ganz.

Die Bedeutung der anemophilen Aussäungsvorrichtungen für die Entstehung der Inselflora ist durch Treub's wichtige Beobachtungen endgültig nachgewiesen worden.

Auswahl der Literatur.

1. Der Luftdruck.

Jaccard. De l'influence des variations de la pression des gaz sur le développement des végétaux. Revue générale de botanique. T. V.
Wieler, A. Die Beeinflussung des Wachsthums durch veränderte Partiärpressung des Sauerstoffs. Arbeiten des botanischen Instituts zu Tübingen. Bd. I.

2. Die Luft in den Gewässern.

de Bary, A. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1871.
Göbel, K. Ueber die Luftwurzeln von Sonneratia. Ber. d. deutschen botanischen Gesellsch. 1886.
— Pflanzenbiologische Schilderungen Bd. I.
Jost, L. Ein Beitrag zur Kenntniss der Athmungsorgane der Pflanzen. Botan. Zeit. 1887.
Karsten, G. Die Mangrove-Vegetation im malayischen Archipel. Kassel 1891.
Schenck, H. I. Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Kassel 1886.
— II. Ueber das Aërenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen. Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. XX. 1889.
— Ueber die Luftwurzeln von Avicennia tomentosa und Laguncularia racemosa. Flora 1889.
Schimper, A. F. W. Die indo-malayische Strandflora. Jena, G. Fischer. 1891.
Warming, E. Oekologische Pflanzengeographie. 1897.
Wilson, W. P. The production of aerating organs on the roots of swamp and other plants. Proceedings of the acad. of nat. Sc. Philadelphia 1889. (Ref. Botan. Centralblatt S. 43. 1890).

3. Der Wind.

Behrens, W. J. 1880 in E. Loew, loc. cit. S. 128 (Citat ohne Quellenangabe).
Borggreve, B. Ueber die Einwirkung des Sturms auf die Baumvegetation. Abhandl. des naturw. Vereins zu Bremen. 1872.
de Candolle, A. Géographie botanique raisonnée. Bd. II. S. 613.
Focke, W. O. Untersuchungen über die Vegetation des nordwest-deutschen Tieflandes. Abh. des naturw. Ver. zu Bremen. II. S. 412 1871.
Hildebrand, F. Die Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig 1873.
Kerner, A. v. Pflanzenleben. 1. A. Bd. II. S. 785 u. f. mit vielen prächtigen Figuren.
Kihlman, A. O. Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland. Helsingfors 1890.
Loew, E. Blüthenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands. Stuttgart 1894.

Ludwig, F. Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. Stuttgart 1895. S. 301 u. f.
Middendorff: Sibirische Reise: Die Gewächse Sibiriens. 1864.
Pfeffer, W. R. Hegler's Untersuchungen über den Einfluss von Zugkräften auf die Festigkeit und die Ausbildung mechanischer Gewebe in Pflanzen. Ber. der Kgl. sächsischen Gesellsch. d. Wissensch. Math.-phys. Klasse. 7. Dec. 1891.
Schrenk, H. v. The trees of St. Louis as influenced by the tornado of 1896. Trans. Acad. Sci. of St. Louis. Vol. VIII. 1898.
Van Bebber, W. J. Lehrbuch der Meteorologie. 1890. (Citirt nach Kihlman).
Warming, E. Oekologische Pflanzengeographie 1897.

V. Der Boden.

1. Die physikalischen Bodeneigenschaften. Wassercapacität, capillare Wasserleitung, Durchlässigkeit verschiedener Bodenarten. **2. Chemische Bodeneigenschaften im Allgemeinen.** Wechselbeziehungen der physikalischen und chemischen Eigenschaften. Wirkungen von Lösungen auf die Wasseraufnahme durch die Pflanze. Giftigkeit concentrirter Lösungen. Schutzmittel der Pflanzen gegen zunehmende Concentration der Salzlösungen in den Zellen. Verschiedene Wirkungen der Salze auf die Structur der Pflanze. **3. Das Chlornatrium.** § 1. Vorkommen und Rolle in der Pflanze. Einfluss des Chlornatriums auf die Pflanzenstructur. Xerophiler Charakter der Halophyten. Einfluss des Chlornatrium auf die Eiweissbildung. Einfluss auf die Structur von Süsswasseralgen. § 2. Die Halophyten oder Salzpflanzen. Salzhunger. Vertheilung der Halophyten auf die Familien. Ursprung der halophilen Lebensweise. Unfähigkeit der Concurrenz im Binnenlande. **4. Andere leichtlösliche Salze.** Alaun: Die Solfataren. Salpeter. **5. Der Serpentin.** Serpentinpflanzen. **6. Der Galmei.** Galmeipflanzen. **7. Das Kalkcarbonat.** § 1. Wirkungen des Kalkcarbonats auf Stoffwechsel und Structur der Pflanze. Giftigkeit für viele Pflanzen. Accommodation an kalkreichen Boden. Versuche und Beobachtungen Bonnier's und Anderer. Art des Einflusses auf den Stoffwechsel. Experimentelle Culturen von Fliche und Grandeau. § 2. Kalkboden und Florencharakter. Kalkholde und kalkscheue oder Kiesel-Pflanzen. Unbeständigkeit des Verhaltens der Pflanzen gegen Kalk. Thurmann's physikalische Theorie. Wiederlegung derselben. Erklärung der Unterschiede zwischen Kalk- und Kieselflora und ihrer Unbeständigkeit. Ungleiches Verhalten nahe verwandter Arten. Parallelformen auf kalkreichem und kalkarmem Boden. Nägeli's Theorie. **8. Der Humus.** § 1. Chemie und Physik des Humus. Aschenbestandtheile. Saurer und milder Humus. Mull und Torf. § 2. Die Mycorhiza. Endotrophische und epitrophische Mycorhiza. Thismia Averoe nach P. Groom. Saprophyten. § 3. Die chemischen Unterschiede des Humus und die Flora. Ungleichheit des Florencharakters auf ungleichen Humusarten. Grossse Exclusivität gewisser Pflanzenarten. Pflanzen des thierischen Humus. **9. Lebende Substrate.** Die Parasiten. Abhängigkeit von der chemischen Natur des Substrats.

1. Die physikalischen Bodeneigenschaften.

Die für das Pflanzenleben wichtigsten physikalischen Eigenschaften des Bodens[1]) sind viel weniger dessen früher überschätzte Cohäsionskräfte, welche dem Wachsthum der unterirdischen Glieder

[1]) Vgl. namentlich Ad. Mayer l. c.

einen mehr oder weniger grossen Widerstand entgegensetzen als die Adhäsions- und Capillaritätskräfte, welche dessen Wasser- und Luftgehalt reguliren. An verschiedenen Stellen eines Gebiets mit gleichmässigen Niederschlägen ist der Boden trocken oder feucht, in zahlreichen Abstufungen, je nach seiner Wassercapacität, capillaren Wasserleitung und Durchlässigkeit und diese Unterschiede bedingen solche der Pflanzendecke.

Als volle Wassercapacität wird von Mayer die Menge Wasser bezeichnet, welche vom Boden überhaupt aufgenommen wird, und als absolute Wassercapacität diejenige, welche nach dem Durchsickern des Ueberschusses festgehalten wird. Letztere, die für das Pflanzenleben wichtigste, ist in erster Linie von der Grösse des Kornes abhängig. Ein grober Sandboden z. B. hat eine absolute Wassercapacität, von 13,7 % Vol., ein echter Thonboden eine solche von 40,9 % Vol. Der Wassercapacität umgekehrt verhält sich die Luftcapacität, indem die nicht von Wasser gefüllten Poren lufthaltig sind.

Die Durchlässigkeit des Bodens schliesst sich eng an dessen Wassercapacität an. Besonders durchlässig sind die grobkörnigen Bodenarten, während feinkörnige, namentlich der Thon, sich durch grossen Filtrationswiderstand auszeichnen und über ihre Capacität Wasser aufnehmen.

Die capillare Wasserleitung oder wasseraufsaugende Kraft, eine nicht minder wichtige Eigenschaft des Bodens, wird gemessen an der Geschwindigkeit, mit welcher getrocknete Erde sich bis zu einer bestimmten Höhe mit Wasser vollsaugt, wenn sie mit solchem in Berührung kommt. Den Thonböden kommt die grösste Fähigkeit der Wasserleitung zu. Daran schliessen sich humöse Erden und Sandböden, während Gyps und Kreide die geringste wasseraufsaugende Kraft aufweisen.

Die Bedeutung der physikalischen Unterschiede der Bodenarten für das Pflanzenleben kann in folgenden Sätzen zusammengefasst werden:

1) Humusreiche feinkörnige Böden mit hinreichend durchlässigem Untergrund besitzen eine mittlere, für das Pflanzenleben im allgemeinen günstige Feuchtigkeit. Auf solchen Böden kommen Gehölz und Grasflur zu ungehinderter Ausbildung.

2) Humusarmer Sandboden mit durchlässigem, z. B. kiesigem Untergrunde lässt zwar bei jedem Regenfalle eine tiefgehende Durchnässung zu, trocknet aber beim Aufhören des Regens schnell. Auf solchem Boden werden daher in einem Klima von mittlerer Feuchtigkeit nur die weniger wasserbedürftigen xerophilen Pflanzen wachsen.

3) Noch ungünstigere Bedingungen stellt humusarmer feinkörniger Kalkboden dar, da solchem nur geringe wasseraufsaugende Kraft zukommt. Auf derartigem Boden ist die Vegetation in der That ganz ausgesprochen xerophil, während auf humusreichem Kalkboden der hygrophile Charakter, wenn er dem Klima entspricht, unbeeinträchtigt zum Vorschein kommt.

4) Thon besitzt von allen Böden die grösste wasseraufsaugende und wasserenthaltende Kraft. In trockenen Gebieten, z. B. in den Mediterranländern, wird der Thon wegen solcher Eigenschaften hoch geschätzt, während in feuchten Gebieten, z. B. in Westeuropa, Bodenarten von gerade entgegengesetzten Eigenschaften, vorgezogen werden, weil Thonböden bei reichen Niederschlägen über ihre absolute Capacität Wasser aufnehmen.

5) Das letzere führt zur Versumpfung, welche auch auf Kalkboden eintreten kann und welche namentlich wegen der Stagnation des Sauerstoffs[1]) dem Pflanzenleben ungünstige Bedingungen bietet.

Trotz ihrer hervorragenden Bedeutung vermag die rein physikalische Bodenanalyse die auf experimentellen Culturen beruhende physiologische nicht ganz zu ersetzen. Vielmehr vermag nur das Zusammengehen beider Methoden den Zusammenhang zwischen der physikalischen Bodenqualität und dem physiologischen Vorgang der Wasseraufnahme aufzuklären. Aus der Wassercapacität eines bestimmten Bodens lassen sich noch nicht Schlüsse über die Wassermengen, welche eine bestimmte Pflanze demselben zu entziehen vermag, ziehen. So war z. B. in Versuchen von Sachs das Verhältniss der Wassercapacitäten eines sandigen Buchenhumus, eines Lehms und eines reinen Quarzsandes 46 : 52,1 : 20,8, dasjenige der für eine Tabakpflanze disponiblen Mengen aber 33,7 : 44,1 : 19,3. Mit anderen Worten, derjenige Theil der wasseranziehenden Kraft des Bodens, der von der Saugkraft der Wurzeln nicht mehr überwunden werden kann, war nach der Bodenart verschieden und verhielt sich wie 12,3 : 8 : 1,5.

Diese Verhältnisse wurden in neuerer Zeit von Gain für mehrere Bodenarten und drei Pflanzenarten mit ungleichen Ansprüchen an Feuchtigkeit (Phaseolus vulgaris, Erigeron canadense, Lupinus albus) näher untersucht. Wir gehen auf diesen Gegenstand hier nicht näher ein, weil seine Bedeutung für die topographische Gliederung der Pflanzendecke zweifelhaft erscheint. Allerdings wird eine solche Bedeutung von Gain angenommen, welcher die chemischen Wirkungen des Substrats in weiterem Maasse, als es gewöhnlich geschieht, auf die Ungleichheit der wasserhaltenden Kraft zurückführen will. So nimmt der genannte Forscher z. B. an, dass der Wassergehalt des Bodens in einem geographischen Gebiet auf 3 % sinken könnte; dann würden die zu den Versuchen benutzten Pflanzenarten wohl in Sand oder Gartenerde, aber

[1]) Vgl. S. 81.

nicht in Humus, Thonerde oder Heideerde fortexistiren können. Die Annahme ist zwar hypothetisch berechtigt, für die Pflanzengeographie dagegen bedeutungslos, da in jedem geographischen Gebiet zahlreiche Bodenqualitäten mit sehr verschiedenem Wassergehalt vorkommen.

2. Chemische Bodeneigenschaften im Allgemeinen.

Chemie und Physik des Substrats greifen in mannigfacher Weise in einander. Neben der Grösse des Kornes sind auch dessen chemische Eigenschaften für die Adhäsions- und Capillarkräfte von maassgebender Bedeutung. Gleich feinkörnige Böden verhalten sich z. B. ungleich, je nachdem sie aus Thon, aus Kalk oder aus Quarz bestehen. Physikalische Wirkungen werden auch durch die im Bodenwasser gelösten Salze bedingt, indem letztere die osmotischen Vorgänge und dadurch wiederum die Wasseraufnahme beeinflussen. Wie bereits früher gezeigt wurde, nimmt die Wurzel mehr Wasser in chemisch reinem Zustande als aus Lösungen auf und es giebt für jede Pflanzenart eine bestimmte, 3 % nur selten überschreitende Concentration, oberhalb welcher die Wasseraufnahme durch die Wurzel aufhört. Ein an gelösten Salzen reicher Boden stellt daher, auch wenn ganz durchnässt, für das Pflanzenleben einen völlig trockenen Boden dar.[1]

Allerdings mag bei Pflanzen, welche in ihren Zellen hohe Salzconcentrationen unbeschädigt ertragen, durch Aufnahme von Salzen aus dem Substrat eine gewisse Accommodation eintreten, welche es solchen Pflanzen ermöglicht, ihr Wasserbedürfniss aus Lösungen steigender Concentration zu decken. Die Bedeutung dieser Eigenschaft für die Oekologie der Pflanzen ist jedoch unter natürlichen Bedingungen geringer, als man es nach Laboratoriumsversuchen annehmen könnte, da die Salzconcentration im Boden starken Schwankungen ausgesetzt zu sein pflegt. So ist z. B. das Wurzelsystem einer Strandpflanze bei Sonne und Regen, Sturm und Windstille, Ebbe und Flut abwechselnd von ausgesüsstem und von reinem oder sogar von concentrirtem Seewasser umspült.

Die gelösten Salze des Bodens üben nicht bloss bei ihrer Aufnahme, sondern noch, wenigstens soweit sie nicht verarbeitet werden, auf ihrem ganzen Wege durch die Pflanze osmotische Wirkungen aus, welche die Entwickelungsvorgänge mächtig beeinflussen können. So bedingen bereits mässig starke Salzlösungen, ähnlich wie Trockenheit, das Schliessen der Spaltöffnungen vieler Pflanzen, namentlich solcher, die salzarme natürliche Standorte bewohnen und beeinträchtigen dadurch

[1]) Vgl. S. 6.

in hohem Grade die Kohlenstoffassimilation.[1]) Der vielfach beobachtete retardirende Einfluss concentrirter Salzlösungen auf das Wachstum ist wahrscheinlich in erster Linie auf diesen Factor zurückzuführen.

Die Unentbehrlichkeit gewisser Mineralstoffe des Bodens, nämlich der Salpeter, Phosphor- und Schwefelsäure, des Kali, des Kalks und der Magnesia, sowie des Eisenoxyds für den pflanzlichen Organismus beruht nicht auf ihren physikalischen, sondern auf ihren chemischen Eigenschaften. Theils werden ihre Elemente zu solchen des Protoplasma, theils spielen sie eine zwar secundäre, aber doch nothwendige Rolle im Stoffwechsel.

Nicht allein die der Pflanze unentbehrlichen Stoffe vermögen den Chemismus zu beeinflussen. Auch solche, die durchaus entbehrlich sind, üben, falls sie aufgenommen werden, neben den physikalischen, chemische Wirkungen aus, welche den pflanzlichen Organismus bald in günstiger, bald in ungünstiger, bald in zwar sichtbarer, aber ökologisch anscheinend indifferenter Weise beeinflussen. Ueber eine gewisse Concentration hinaus sind jedoch alle in grösserer Menge in die Pflanze eindringenden und nicht oder nicht alsbald assimilirten Stoffe giftig. Der Concentrationsgrad, bei welchem eine Lösung anfängt giftig zu wirken, ist nach der chemischen Natur derselben und nach der Pflanzenart verschieden. Die ungleiche Widerstandsfähigkeit der Arten bedingt zum grossen Theile die Unterschiede der Flora auf chemisch ungleichen Substraten.

Ausser den eben erwähnten, relativ einfachen und unmittelbaren physikalischen und chemischen Wirkungen üben die Salze einen bald mehr, bald weniger sichtbaren indirekten Einfluss auf die Structur des pflanzlichen Organismus aus. Leicht lösliche Salze rufen allgemein Schutzmittel gegen die Transpiration hervor, welche mit den auf trockenem Boden eintretenden übereinstimmen und ökologisch zunächst auf die erschwerte Wasseraufnahme zurückzuführen sind.[2]) Solche Schutzmittel zeigen sich zwar sowohl, wenn das gelöste Salz ein Nährsalz ist, wie z. B. Salpeter, als wenn es nutzlos und nicht assimilirbar ist, wie z. B. Chlornatrium. Doch wirken Salze im letzteren Falle schon bei schwächerer Concentration und mit grösserer Intensität, was darauf hinweist, dass die Schutzmittel gegen Transpiration der zunehmenden Concentration eines bald giftig wirkenden Salzes entgegentreten sollen und daher bei schädlichen Salzen schneller eintreten, als es die erschwerte Deckung des Transpirationsverlustes in Folge des Salzgehalts des Substrates für sich allein nothwendig machen würde.

---

[1]) Stahl.

[2]) Vgl. S. 6.

Während die Schutzmittel gegen Transpiration sich nur in ihrem früheren oder späteren Eintreten von den chemischen Unterschieden der aufgenommenen Stoffe beeinflusst zeigen, machen sich die letzteren in bestimmten specifischen Wirkungen geltend, welche vielleicht mit den von gewissen Pilzen an ihren Wirthspflanzen hervorgerufenen Veränderungen vergleichbar sein dürften. Manche der in solcher Weise hervorgerufenen Modificationen der Pflanzenstructur haben einen entschieden pathologischen Charakter und kommen in der Natur nur ausnahmsweise oder niemals vor. Andere hingegen beeinträchtigen die Lebensfähigkeit der Pflanze in keiner Weise und sind für das Verständniss der Florenunterschiede auf chemisch ungleichem Boden von hervorragender Bedeutung. Zu diesen letzteren Veränderungen gehören diejenigen, welche, abgesehen von den vorher erwähnten Schutzeinrichtungen gegen Transpiration, Chlornatrium, Zinksalze, Serpentin (ein Magnesiasilikat) und Kalkcarbonat in der Pflanzenstructur hervorrufen.

3. Das Chlornatrium.

§ 1. **Vorkommen und Rolle des Chlornatrium in der Pflanze.** Dem Chlornatrium kommt, wie Culturversuche auf künstlichen Nährsubstraten, namentlich solche mit Nährlösungen gezeigt haben, eine Bedeutung als Nährstoff für die grosse Mehrzahl der Pflanzen nicht zu. Doch hat sich dasselbe als nothwendig für die normale Entwickelung von Fagopyrum esculentum erwiesen und es ist wahrscheinlich, dass das Gleiche noch von anderen Pflanzen gilt, da die Zahl der Arten, mit welchen solche Versuche angestellt worden sind, eine relativ kleine ist.

Die Gewächse, welche ein Bedürfniss nach Chlornatrium besitzen, können dasselbe in jedem natürlichen Boden befriedigen, indem es sich dabei wohl stets um geringe Mengen handelt. Thatsächlich nehmen sämmtliche Pflanzen, welchen Chloride, d. h. vornehmlich Chlornatrium, geboten werden, solche auf, manchmal in nicht unbeträchtlicher Menge, auch wenn sie, wie experimentell festgestellt, ohne dieselben ganz normal gedeihen.

Die Chloride scheinen in organische Verbindungen nicht einzutreten, sondern bleiben unverändert im Zellsaft der Parenchyme und der Oberhaut, wo sie mikrochemisch leicht nachweisbar sind.[1])

Geringe Mengen Chlornatrium (und Chlorkalium) werden anscheinend von allen Pflanzen ohne Schaden ertragen. Begiesst man dagegen den

---

[1]) Schimper I.

Boden mit einer zwei- bis dreiprocentigen Kochsalzlösung, so gehen die meisten Arten in kurzer Zeit zu Grunde. Es persistiren nur die Halophyten, d. h. die auch in der Natur an salzreichen Standorten, z. B. auf dem Meeresstrande wachsenden Gewächse und einige Nichthalophyten mit ausgeprägten Schutzmitteln gegen Transpiration. Derartige Gewächse gedeihen auf einem von Meereswasser (2,7—3,2 % Chlornatrium) durchtränkten Boden vortrefflich und speichern, namentlich in ihren Stengeln und ihrem Laube, beträchtliche Salzmengen auf. Bei weiter steigender Concentration der Lösung gehen allerdings auch diese Arten nacheinander zu Grunde.

Nach Wolff's Aschentabellen wurden für den procentischen Chlorgehalt der Asche einiger Halophyten des Meeresstrandes folgende Zahlen festgestellt: Armeria maritima 12.69 bis 15.10; Artemisia maritima 26.68, in der Wurzel jedoch nur 1.99; Aster Tripolium: Blätter 43.00, Stengel 49.90, Blüthen 19.10; Chenopodium maritimum 44.06, Stengel 47.08; Arenaria media 36.55; Plantago media 43.53. Die mikrochemische Prüfung auf Chlornatrium ergab mir für die grosse Mehrzahl der Strandgewächse Java's [1]), allerdings nicht für alle, intensive Reactionen.

Der Chlorgehalt der Asche von Binnenlandpflanzen pflegt 5 % nicht zu überschreiten; allerdings giebt es Ausnahmen.

Chlornatrium wirkt auf den pflanzlichen Organismus theils physikalisch, indem es, wie alle Salzlösungen, die osmotische Wasseraufnahme durch die Wurzel erschwert, theils chemisch, indem es nach seinem Eintritt in die Zellen, den Stoffwechsel beeinflusst.

Systematisch ausgeführte Culturen behufs Untersuchung des Einflusses des Chlornatriums auf die Structur der Gewächse wurden zuerst von P. Lesage ausgeführt, mit dem Ergebnisse, dass in der Mehrzahl der Fälle dasselbe Verkleinerung der Blattoberfläche, Zunahme der Blattdicke, Verlängerung der Palissaden und Reduction der Intercellularen bedingte. Auch Zunahme der Behaarung wurde von Lesage in einigen Fällen beobachtet.

Culturversuche und eingehende Untersuchungen der malayischen Strandflora führten mich zu dem Schlusse, dass die morphologischen Eigenthümlichkeiten, welche die Halophyten auszeichnen, mit denjenigen ausgesprochener Xerophyten übereinstimmen, auch da, wo dieselben in nassem Boden, z. B. in den Strandsümpfen wachsen. [2])

Es giebt kaum eine der zahlreichen Eigenthümlichkeiten, die bei den Xerophyten trockener Klimate und trockener Böden als Schutzmittel gegen Transpiration aufgefasst werden, die den Halophyten fehlte und zwar ganz unabhängig davon, ob der Boden mehr oder weniger nass ist, denn die Menge des Salzes ist in solchen Fällen allein massgebend. So finden wir bei den Halophyten die Reduction der transpirirenden Oberfläche wieder,

---

[1]) Schimper II.

[2]) Vgl. auch S. 7 u. f.

die bei den Xerophyten im bisherigen Sinne so häufig ist, und zwar sowohl in der äusseren Gestalt als in der Verkleinerung der Intercellularen ausgeprägt. Ferner sind bei den Halophyten mehr oder weniger verbreitet: Profilstellung des Laubes, reiche Behaarung, dicke Aussenwand der Epidermis, Speichertracheiden in den Blättern, vertiefte und mit Schutzapparaten versehene Spaltöffnungen, Schleimzellen, namentlich aber Wassergewebe. Letzteres ist besonders geeignet, schädlichen Salzconcentrationen in den assimilirenden Zellen vorzubeugen und nimmt dementsprechend, mit dem Alter der Blätter und der absoluten Zunahme der Salze in den letzteren, an Mächtigkeit zu. Alle diese xerophilen Eigenschaften der Halophyten erfahren auf gewöhnlichem Boden eine Abschwächung, zum Theil verschwinden sie sogar gänzlich.

Neben der osmotischen ist auch eine chemische Beeinflussung des Stoffwechsels durch das Chlornatrium unzweifelhaft vorhanden. Hansteen hat es wahrscheinlich gemacht, „dass das Chlornatrium, wie auch das Chlorkalium, in einer gewissen Beziehung zu der Eiweissbildung aus Amiden und Kohlehydraten stehen.“ Diese Rolle ist nicht immer die gleiche, indem sie bald in einer Verzögerung, bald in einer Förderung der Eiweissbildung bestehen soll. Jedenfalls werden durch concentrirtere Chloridlösungen abnorme Ernährungsverhältnisse und schliesslich schädliche und beträchtliche Störungen hervorgerufen. Solchen schädlichen Wirkungen treten die Schutzmittel gegen Transpiration entgegen, indem sie die Zunahme der Concentration im Sonnenlichte verlangsamen. Allerdings nimmt der absolute Gehalt der Blätter an Salz mit dem Alter zu, aber gleichzeitig wächst auch das Wassergewebe und setzt die Concentration des Zellsaftes in den grünen Zellen mit steigender Energie herab.

Die Schutzmittel gegen Transpiration beruhen auf Anpassung und sind als nützliche Vorrichtungen im Laufe der Zeit allmählich gezüchtet worden. Das Kochsalz ruft aber ausserdem mehr unmittelbare und intensive structurelle Veränderungen hervor, welche, da sie sich bei Pflanzen zeigen, die unter natürlichen Bedingungen in Salzwasser nicht vorkommen und denselben einen nachweisbaren Nutzen nicht bringen, auch nicht als Anpassungen gelten können. So beobachtete Richter an Algen des Süsswassers, die er bei allmählich steigender Concentration in Kochsalzlösungen cultivirte, ganz allgemein eine beträchtliche Grössenzunahme der Zellen und in manchen Fällen Veränderungen der Gestalt, der Wanddicke, der Zelltheilung und der Structur der Chromatophoren. Ob es sich dabei um specifische Kochsalzwirkungen handelt oder ob andere Salze ähnliche Wirkungen hervorrufen, ist noch nicht untersucht.

Ich hatte früher angenommen, dass das Kochsalz eine hindernde Wirkung auf die Assimilation, oder doch wenigstens auf Stärke- und Glycosebildung ausübe. Die Annahme hat an Wahrscheinlichkeit wesentlich eingebüsst seit

dem durch Stahl geführten Nachweis, dass nicht hamophile Pflanzen, wie diejenigen, mit welchen ich experimentirte, bei Anwesenheit grösserer Salzmengen in der Nährlösung ihre Spaltöffnungen schliessen und dadurch eine wesentliche Einbusse der Assimilation erfahren. Die Vermuthung Stahl's, dass die Halophyten stets offene unbewegliche Spaltöffnungen besitzen, ist nach neueren Untersuchungen O. Rosenberg's nicht begründet. Ueberhaupt dürfte die Rolle der Spaltöffnungen bei der Transpiration weniger gross sein, als es Stahl annehmen zu können glaubt.

§ 2. **Die Halophyten oder Salzpflanzen.**[1]) Der Salzreichthum der Halophyten ist nicht ausschliesslich durch denjenigen ihres Substrats passiv bedingt, sondern beruht zum grossen Theile auf Salzhunger, denn die in der Natur an solchen Standorten wachsenden Pflanzen pflegen auch auf gewöhnlichem Boden grössere Mengen Chlornatrium als die meisten Nichthalophyten aufzuspeichern. Es giebt allerdings, auch unter den letzteren, einige Arten mit solcher Neigung, die sich dann stets mit der Fähigkeit verbunden zeigt, grössere Mengen Salz als andere Gewächse zu ertragen. Manche dieser salzliebenden Arten des gewöhnlichen Bodens zeigen sich gelegentlich auf dem Meeresstrand und an anderen Standorten, deren Salzreichthum andere Gewächse fernhält.

So enthalten nach mehreren Analysen die Wurzeln von Beta vulgaris bis 35, 45 % ihrer Asche an Chlor. Bei einer auf Sandstein gewachsenen Cochlearia anglica wurden 41.70 % Chlor gefunden; Crambe maritima, auf gedüngtem Boden gezogen, enthielt daran 15.46 %; Apium graveolens bis 22.14 %, Asparagus officinalis, ein facultativer Halophyt, bis 15 %; Eryngium maritimum bis 19.30 %. In der Asche des Meerrettigs wurde allerdings für die Wurzel nur 1.78 %, für die Blätter 5.54 % Chlor in der Asche gefunden. Die mikrochemische Prüfung auf Chlor der Blätter indischer Halophyten, die im Botanischen Garten zu Buitenzorg ohne Salz cultiviert sind, ergab eine intensive Reaktion in 14 Fällen, eine nur schwache oder keine in 7 Fällen.

Bemerkenswerth ist, dass die Halophyten keineswegs gleichmässig auf alle Pflanzenfamilien vertheilt sind, sondern vielmehr in gewissen Familien reichlich, in anderen spärlich oder gar nicht auftreten. Gewisse Familien bestehen vornehmlich aus Halophyten, wie die Chenopodiaceen, Frankeniaceen, Plumbagineen, oder enthalten solche doch in sehr grosser Anzahl, wie die Amarantaceen, Aizoaceen, Cruciferen, Tamaricaceen, Malvaceen, Euphorbiaceen, Umbelliferen, Rhizophoraceen, Lythraceen, Papilionaceen, Convolvulaceen, Compositen. Entschieden salzscheu sind z. B. die Amentaceen, Piperaceen, Urticinen, die meisten Polycarpier, die Rosaceen, Melastomataceen, Ericaceen, Orchideen, Araceen, Pteridophyten und Bryophyten.

Nach den bisherigen Untersuchungen hat es den Anschein, als wären die Vertreter der zur Halophilie neigenden Familien im Allgemeinen chlorreicher, als diejenigen salzscheuer Familien. Der Vergleich des Gehalts an

[1]) Schimper II. Dort die ältere Literatur.

Chlor beider Gruppen von Familien in Wolff's Aschentabellen spricht zu Gunsten dieser Annahme. Doch ist das Material nicht reich genug, um endgültige Schlüsse zu gestatten.

Wie aus dem Vorhergesagten hervorgeht, vermögen die Halophyten auch auf gewöhnlichem Boden, z. B. in Gartenerde, ohne Zusatz von Kochsalz zu gedeihen. Ja, einige der gewöhnlichsten Culturbäume der Tropen wachsen unter natürlichen Bedingungen nur auf dem Salzboden des Meeresstrandes, z. B. Cocos nucifera, Cycas circinalis, Casuarina equisetifolia, Terminalia Katappa, Erythrina indica, Calophyllum Inophyllum etc. Es unterliegt keinem Zweifel, dass durch Vermittelung des Windes, der Thiere, der Wasserläufe fortwährend Samen von Halophyten auf nichtsalzigen Boden gelangen. Sie würden auf demselben günstige Bedingungen finden, wenn die Concurrenten ihre Ansiedelung nicht verhinderten.[1]) Die Concurrenz stärkerer Formen schliesst aber die Halophyten von allen Standorten, mit Ausnahme der salzreichen aus.

Selbstverständlich ist der Kampf um den Raum von jeher auf den Böden, welche den meisten Pflanzenarten günstige Bedingungen bieten, am heftigsten gewesen. Im Laufe der Zeit sind viele Sippen von den bevorzugten Plätzen durch kräftiger gewordene Concurrenten verdrängt worden. Manche dieser Besiegten gingen zu Grunde, während andere ihre Fortexistenz bestimmten Eigenschaften verdankten, durch welche sie befähigt wurden, ungesunde Ländereien zu colonisiren. So vermochten solche unter den verdrängten Gewächsen eine Zuflucht auf Salzboden zu finden, die bereits auf gewöhnlichem Boden die Gewohnheit angenommen hatten, Kochsalz reichlich aufzuspeichern und dadurch gegen seine giftigen Wirkungen immun geworden waren. Auf Salzboden gestattete die verminderte Concurrenz ihr Fortbestehen.

Die Eigenschaft, Salz aufzuspeichern und auf Salzboden unversehrt zu existiren, macht natürlich an sich nicht untauglich, auch an mehr bevorzugten Plätzen im Kampfe zu bestehen. Thatsächlich gibt es eine Anzahl Pflanzenarten, die sowohl an salzreichen wie an salzarmen Standorten vorkommen, wie Asparagus officinalis und Samolus Valerandi.

4. Andere leicht lösliche Salze.

Chlornatrium ist das einzige leicht lösliche Salz, welches auf grossen Strecken in concentrirteren Lösungen den Boden durchtränkt. Andere Salze von ähnlicher Löslichkeit treten nur lokal in grösseren Mengen auf und ihre Wirkungen auf die Vegetation sind deshalb weniger

[1]) Vgl. z. B. (Seite 90) das Vorkommen von sonst exclusiven Strandhalophyten im Inneren von Krakatau, wo die Concurrenz noch nicht existirt.

bekannt. Das Vorhandensein grosser Mengen Alaun im warmen sumpfigen Boden der Solfataren auf Java und in Japan bedingt das Auftreten, mitten in Hygrophytengebieten, von xerophilen Pflanzen, welche nicht, wie auf Kochsalzboden, theilweise eigenthümlich, sondern aus den nächsten Standorten xerophiler Pflanzen zugewandert sind; theils sind es Gewächse, die sont als Epiphyten auf trockener Rinde wachsen, theils Bewohner der kühlen trockenen alpinen Region. Die Factoren, welche xerophile Structur zur Lebensbedingung der Gewächse machen, sind offenbar dieselben wie beim Kochsalz: Erschwerte Wasseraufnahme und Schädlichkeit der Salze in den assimilirenden Zellen.[1])

Salpeter ruft ebenfalls xerophile Structur hervor, jedoch erst bei höherer Concentration und auch dann noch in weniger ausgeprägter Weise als Kochsalz. Dieser Unterschied spricht zu Gunsten der Annahme, dass die starke Ausbildung der xerophilen Stuctur bei Kochsalzpflanzen theilweise Schutz gegen giftige Salzwirkungen liefern soll und daher früher eintritt, als bei dem erst in höherer Concentration schädlichen Salpeter. Solche Concentrationen werden an nitratreichen Stellen in der Regel nicht erreicht, wenigstens für solche Gewächse nicht, welche, wie viele Solanaceen, Cruciferen, Chenopodiaceen, Fumaria, Sambucus nigra etc. die Neigung haben, in ihren Geweben Salpeter zu speichern und an solchen Stellen besonders luxurirendes Wachsthum aufzuweisen pflegen. Die Nitratfelder Amerika's dagegen besitzen schon ihrer grossen Trockenheit wegen, eine entschieden xerophile Flora.

5. Der Serpentin.

Der Serpentin, ein überaus wenig lösliches Magnesiasilikat wirkt auf zwei Farnarten Mitteleuropa's, Asplenium viride und Asplenium Adiantum nigrum derart ein, dass sie in abweichende, eine Zeit lang für besondere Arten gehaltene Formen umgewandelt werden. Es ist Sadebeck gelungen, durch Cultur auf gewöhnlichem Boden, Rückkehr zur Stammform zu erzielen, jedoch erst in der sechsten Generation; dagegen blieb der Versuch, durch Cultur auf Serpentin die beiden Asplenia zur entsprechenden Gestaltänderung zu veranlassen, erfolglos. Es handelt sich demnach offenbar um eine ausserordentlich langsam vor sich gehende Beeinflussung. Die Abweichungen vom Typus sind anscheinend rein „morphologische" ohne jeden erkennbaren Nutzen für die Pflanze.

---

[1]) Vgl. Schimper I.

Asplenium adulterinum Milde, die Serpentinform des A. viride, nimmt in mancher Hinsicht eine Mittelstellung zwischen diesem und A. Trichomanes, z. B. dadurch ein, dass die Spindel unten braun, oben grün ist. (Fig. 52.) Seinen eigenartigen Habitus verdankt es der starken Convexität der Blättchen und der senkrechten Lage derselben auf die Spindel; die beiden verwandten Formen haben längliche flache, der Spindel parallele Blättchen. Doch soll dieses Merkmal, nach Lürssen, nicht constant sein. Asplenium serpentini Tausch unterscheidet sich von dem typischen A. Adiantum nigrum durch an der Basis keilförmige Segmente und durch zartere, mehr krautige, glanzlose, nicht überwinternde Blätter.



Fig. 52. Asplenium adulterinum. Nat. Gr. Nach Lürssen.

Beide Formen müssen als ihrem Substrat vollkommen angepasst gelten, denn sie gedeihen auf demselben in grösster Menge und Ueppigkeit. Asplenium adulterinum verdrängt auf Serpentin beinahe ganz das gemeine Aspl. Trichomanes, während die Stammform, Aspl. viride, nur ausnahmsweise beobachtet wurde. Das typische Aspl. Adiantum nigrum scheint auf Serpentin ganz zu fehlen. So sagt Kalmus von dem Fundort bei Einsiedel in Bezug auf Aspl. adulterinum und Aspl. Trichomanes, letzteres sei ihm wie ein ganz kleines Völkchen erschienen, welches von dem weit überlegenen Nachbar und Stammesgenossen nur auf Gnade und Ungnade geduldet wurde und Milde berichtet über dieselbe Pflanze: „Das erste, was mir auffiel, war die bedeutende Dichtigkeit des Wachsthums, theils bewirkt durch die grossen Mengen, theils aber auch durch die colossalen Stöcke, welche die Pflanze oft bildet. Nie habe ich bei A. viride und A. Trichomanes nur im entferntesten eine solche Massenhaftigkeit des Wachsthums beobachtet . . . .“. (Sadebeck, l. c.).

6. Der Galmei.

Die Wirkungen grosser Mengen schwerlöslicher Zinkerze (Zinkcarbonat und Kieselzinkerz, gewöhnlich als Galmei zusammengefasst) auf die Gewächse sind denjenigen des Serpentins insofern ähnlich, als sie ebenfalls bei einzelnen Pflanzen, in diesem Falle Viola lutea und

Thlaspi alpestre erbliche Veränderungen hervorrufen, deren physiologischer und ökologischer Zusammenhang mit der Beschaffenheit des Substrats sich jeder Deutung entzieht. Die so modificirten Pflanzen wachsen auf Zinkboden in grosser Menge und Ueppigkeit und überschreiten dessen Grenze nicht.

Das Galmeiveilchen, Viola calaminaria Lej. (V. lutea var. multicaulis Koch) (Fig. 53) unterscheidet sich von den anderen Formen der V. lutea durch die reiche Verzweigung, die längeren Stengel, die kleineren, übrigens in der Grösse sehr schwankenden Kronen. Bei Thlaspi calaminarium Lej. et Court, sind die Kronblätter breiter als in der Stammform, viel länger als der Kelch, die Staubfäden kürzer als dieser. Der Zinkgehalt des Bodens hat also bei der einen Form Vergrösserung, bei der anderen Verkleinerung der Krone bewirkt.



Fig. 53. Viola lutea var. calaminaria. Auf die Hälfte verkl.

Ausser seiner Einwirkung auf die Ausbildung einzelner Arten ist der Galmeiboden auch durch die systematische Zusammensetzung seiner Flora vor anderen benachbarten Standorten ausgezeichnet. Viola lutea fehlt im Rheinland gänzlich und zeigt sich erst in der Umgebung von Lüttich. Alsine verna, ebenfalls auf dem Galmeiboden von Aachen häufig, ist von ihren übrigen Wohnorten noch weiter getrennt. Armeria vulgaris ist bei Aachen an Zinkboden gebunden und Silene inflata var. glaberrima fällt durch massenhaftes Auftreten und grosse Ueppigkeit an den zinkreichsten Stellen auf.

Die Pflanzen des Galmeibodens sind in ihren sämmtlichen Theilen zinkhaltig. Risse fand bei Thlaspi calaminare 13, 12 % Zinkoxyd in der Asche der Blätter, während der Gehalt der Asche an Zink, von Wurzel, Stengel und Blüthen mit 1,66, 3,28 und 3,24 % resp. bestimmt wurde. Bei Viola calaminaria und Armeria vulgaris fand Risse die grösste Menge Zinkoxyd in der Wurzel (1,52, resp. 3,58 % der Asche).

7. Das Kalkcarbonat.

§ 1. **Wirkungen des Kalkcarbonats auf Stoffwechsel und Structur der Pflanze.** Unter den Kalkverbindungen des Bodens befinden sich

wichtige Nährsalze der Pflanze, wie die Kalksalze der Salpeter-, Phosphor- und Schwefelsäure, unlösliche, völlig indifferente Körper, wie die Kalksilikate (Labrador, Kalkgranat etc.) und ein Salz, welches, ohne zu den Nährstoffen der Pflanze zu gehören, doch deren Stoffwechsel und, in Folge dessen, Charakter und Gliederung der Pflanzendecke beeinflusst, der kohlensaure Kalk.

An Kohlensäure gebunden kommt der Kalk in der Natur als unlösliches, neutrales Kalkcarbonat CO_3Ca und als lösliches Doppelcarbonat, $C_2O_6H_2Ca$[1]) vor. Das erstere Salz kann, wegen seiner Unlöslichkeit, in die Pflanze nicht eindringen: dagegen wird das saure Salz, welches durch die Einwirkung kohlensäurehaltigen Wassers auf das neutrale entsteht und daher steter Begleiter desselben im Boden ist, wie Wasserculturen zeigen, von der Pflanze aufgenommen und dürfte wahrscheinlich unzersetzt bis in die Wasserbahnen gelangen, dessen Saft Kalkcarbonat zu enthalten pflegt. Hingegen ist es sehr wahrscheinlich, dass das in den Zellmembranen activer Pflanzenorgane, oft reichlich aufgespeicherte Kalkcarbonat, z. B. dasjenige der Cystolithen, nachträglich aus anderen Kalkverbindungen, z. B. aus dem in Zellmembranen stets vorhandenen Kalkpektat[2]) oder durch Umsetzung aus den kalkhaltigen Nährsalzen (Nitrat, Sulfat, Phosphat) nachträglich entsteht. Die Kalküberzüge vieler grüner Wasserpflanzen sind dagegen mit Sicherheit auf Umsetzung des Doppelcarbonats und Fällung des unlöslichen neutralen Salzes in Folge der Assimilation zurückzuführen.[3])

Kalkcarbonat ist in allen Böden und in allen Gewässern enthalten und wird in geringer Menge von allen Pflanzen ertragen. Eine nachweisbare Beeinflussung der physiologischen Vorgänge ist in solchen Fällen nicht vorhanden. *Hingegen ist eine kalkreiche Nährlösung für manche Pflanzenarten giftig, während sie von anderen theils mehr, theils weniger gut ertragen wird. Diejenigen Pflanzen, welche grosse Mengen Kalkcarbonat ertragen, werden durch solche ebenfalls in ihrem Stoffwechsel beeinflusst und erfahren dadurch häufig sichtbare structurelle Veränderungen.* Kalkcarbonat verhält sich demnach ähnlich wie Chlornatrium, Serpentin und die Galmeisalze.

Die Giftigkeit des kohlensauren Kalks für viele Pflanzen ist am leichtesten in der Wasservegetation festzustellen. Zufuhr kalkreichen Wassers genügt z. B., wie es schon Sendtner nachwies, um in kurzer

[1]) Nach anderer Anschauung soll das Doppelcarbonat in der Natur nicht vorkommen, kalkhaltiges Wasser soll vielmehr einfaches Kalkcarbonat und freie Kohlensäure enthalten. Die Frage ist für die Pflanzengeographie ohne Bedeutung.

[2]) Die Bildung des Kalkpektats in activen Zellen ist gewiss auf ähnliche Vorgänge zurückzuführen wie diejenige des Kalkoxalat, Kalkmalat u. s. w. Vgl. Schimper.

[3]) Pringsheim.

Zeit die Sphagnum-Arten zu tödten und ist für andere Wassermoose ein nicht minder heftiges Gift. Das gleiche scheint, nach ihrem constanten Fehlen in kalkreichem Wasser zu schliessen, von vielen, sonst gemeinen Algen zu gelten. Viele Pflanzen des Festlandes sind kaum weniger empfindlich. So genügt, nach Christ, das blosse Begiessen mit kalkreichem Wasser, um die meisten Begleiter der Torfmoose in Hochmooren, z. B. Drosera, in kurzer Zeit zu tödten. Von Pflanzen anderer Standorte verhalten sich, nach demselben Forscher, Blechnum spicant, Allosorus crispus, Saxifraga aspera, Phyteuma hemisphaericum, Androsace carnea und viele anderen ganz ähnlich. Kerner cultivirte verschiedene Pflanzen, die auf Kalkboden nie vorkommen, auf kalkreichem Substrat: „Sie kränkelten und starben alsbald, ohne geblüht zu haben.“ Unter den Bäumen ertragen z. B. die Edelkastanie und Pinus Pinaster eine kalkreiche Bodenlösung nicht; auf die erstere soll, nach Chatin, bereits ein dreiprocentiger Kalkgehalt des Bodens tödtlich wirken.

Diejenigen Pflanzen, welche grosse Mengen Kalk ertragen, verdanken, ähnlich wie die Salzpflanzen, diese Eigenschaft einer Accomodation, welche, wie bereits erwähnt, oft mit sichtbaren structurellen Modificationen verknüpft ist. Der Zusammenhang zwischen solchen Veränderungen und dem Einfluss des Kalkes lässt sich ebensowenig, sei es causalphysiologisch, sei es ökologisch erklären, als bei den Veränderungen, die Kochsalzlösungen bei Algen hervorgerufen oder bei der eigenartigen Rassenbildung gewisser Pflanzenarten auf Galmei- und Serpentinboden. Vielleicht darf man, wie schon erwähnt, auch gewisse Veränderungen durch parasitische Pilze (Euphorbia, Anemone etc.) zu derselben Categorie chemischer Beeinflussungen rechnen.

Die ersten experimentellen Untersuchungen über den Einfluss des Kalkes auf die Pflanzenstructur wurden von Bonnier ausgeführt, nachdem derselbe beobachtet hatte, dass Ononis Natrix auf kalkarmem Boden eine andere Physiognomie besitzt als auf Kalkboden, welch' letzteren sie gewöhnlich vorzieht.

Um festzustellen, ob es sich bei diesem Unterschied um den Einfluss des Kalkes handelte, wurden von Bonnier vergleichende Culturversuche, bei welchen Samen eines und desselben Stockes zur Verwendung kamen auf kalkarmem ($^1/_2$ Sand, $^1/_2$ Thon) und kalkreichem ($^2/_3$ Kalk, $^1/_3$ Sand) Boden angestellt. Die resultirenden Pflanzen waren je nach der Beschaffenheit des Substrats von ungleichem Aussehen. Sie bekamen auf dem kalkreichen Boden höhere, weniger ausgebreitete Büschel, breitere Blätter, kürzere Kelchblätter und eine andere Färbung als auf dem kalkarmen Boden. Auch histologische Unterschiede liessen sich nachweisen. Die kalkarmen Pflanzen besassen ein verholztes Mark zahlreiche Fasern und dichtes Palissadengewebe in ihren Blättchen,

während die auf Kalkboden gewachsenen ein unverholztes Mark, weniger zahlreiche Fasern und lockeres Palissadengewebe aufwiesen.

Zahlreiche Beobachtungen an natürlichen Standorten, namentlich solche von Fliche und Grandeau, haben ebenfalls eine deutliche Einwirkung des Kalkes auf die Pflanzenstructur erwiesen.

Fliche und Grandeau beobachteten bei der Robinia Pseudacacia (Bodenvag) des Waldes von Champfétu, je nachdem dieselbe auf kalkreichem oder auf kalkarmem Boden gewachsen war, folgende Unterschiede: Das Holz nimmt auf kalkarmem Boden nach dem siebenten, auf Kalkboden nach dem neunten Jahre braune Färbung an. Die Rinde ist auf ersterem dünner und dichter, der Splint hellbraun, während er auf Kalk gelblich ist, die Gefässe sind zahlreicher und breiter. Im Holzparenchym ist Stärke auf kalkarmem Boden reichlicher, Albuminate auf Kalk reichlicher. Die Hülsen sind auf ersterem länger und namentlich breiter, von hellerer Färbung als auf Kalk.

Masclef untersuchte Exemplare von Pteris aquilina, die in nächster Nähe von einander auf Kalk- und Thonboden gewachsen waren. In ersterem waren die Rhizome kürzer, mit zahlreicheren, dichteren Wurzeln versehen, ihr Reserveparenchym war schwächer, ihre Schutzgewebe stärker entwickelt.

Timbal-Lagrave und Malinvaud fanden, dass Asclepias Vincetoxicum auf Kalk und auf kalkarmem Boden durch ungleiche Standortsvarietäten oder Rassen vertreten ist.

Hilgard hat über den Einfluss des Kalkes auf die Gestaltung der Pflanzen ausgedehnte Beobachtungen in Nordamerika angestellt. So sind Quercus ferruginea und Q. obtusifolia auf Sandboden und schwarzem Prärieboden niedrig, auf Kalkboden hochstämmig und von abweichender Verzweigung. Hoher Kalkgehalt fördert nach demselben die Tragfähigkeit mancher ökonomischer Gewächse, namentlich der Baumwolle.

Untersuchungen über die Natur des Einflusses des kohlensauren Kalkes auf den pflanzlichen Stoffwechsel liegen bis jetzt nur wenige vor. Doch bezeichnen die kritisch angelegten und umfangreichen Versuche von Fliche und Grandeau einen wesentlichen ersten Schritt in der angedeuteten Richtung.

Die Untersuchungen wurden im Walde von Champfétu bei Sens angestellt, wo auf einem Areal beschränkter Ausdehnung Kalkboden (Kreide) und Kieselboden (Sand und sandiger Thon) mit einander abwechseln, indem der Thon und Sand als tertiäre Ablagerungen der Kreide aufliegen und bald eine dicke, bald eine dünne Schicht bilden, oder auch abgewaschen sind. Das untersuchte Gebiet wurde mit verschiedenartigen Waldbäumen bepflanzt, welche zum grössten Theile auf jedem Substrat gleich gut gediehen sind, wie Pinus silvestris, Pinus Laricio, Lärche, Weisstanne, Fichte, Eiche, Birke etc., während die ebenfalls angepflanzten Strandkiefern und Edelkastanien auf dem kalkarmen Boden in grosser Ueppigkeit wuchsen, auf dem Kalkboden aber kümmerlich blieben und bald zu Grunde gingen; letzteres um so schneller, als die kalkarme obere Schicht dünner war. Da wo letztere fehlte, konnten beide Bäume überhaupt gar nicht am Leben bleiben.

Ausser durch krüppelhaftes Wachstum und Absterben eines grossen Theiles ihrer Zweige, unterschieden sich die Kastanien und Strandkiefern des Kalks von denjenigen des Kieselbodens durch geringere Grösse und mehr gelbliche, bei der Kastanie z. Thl. weisse Farbe ihrer Blätter. So hatten die Nadeln der Kiefer auf Kieselboden eine Länge von 0,175 m bis 0,187 m und 2 mm Breite; auf Kalkboden schwankte die Nadellänge zwischen 0,092 m und 0,111 m, während die Breite 1,5 mm betrug. Bei der Kastanie waren auf Thon- und Sandboden die Blätter bis 0,253 m lang und 0,072 m breit, auf Kalkboden aber höchstens 0,149 m lang und 0,056 m breit; diejenigen der Zweigenden waren viel kleiner, oft verkümmert, nahezu weiss.

Die Analyse der Böden, auf welchen die Exemplare von Pinus Pinaster gesammelt wurden, deren Aschenzusammensetzung nachher mitgetheilt werden soll, ergab folgendes:

	Kieselthonboden		Kalkboden	
	Obergrund	Untergrund	Obergrund	Untergrund
Wasser	1.75	1.66	2.90	2.46
Organische Stoffe	5.50	2.84	6.53	5.39
Kalk	0.35	0.20	3.25	24.04
Magnesia	0.38	0.47	0.47	1.31
Kali	0.07	0,03	0.04	0.16
Natron	0.06	0.04	0.03	0.07
Phosphorsäure	0.64	0.42	0.29	0.18
Rest (Kiesels., Thonerde, Eisenoxyd)	90.55	92.70	83.00	46.80
Kohlensäure	0.70	1.64	3.54	19.54
	100	100	100	100

Bei den Analysen der Asche der auf diesen Böden gewachsenen Strandkiefern kamen ungefähr gleiche Volumina Holz, Rinde und Blätter zur Verwendung. Vergleichsweise wurde die kalkholde Pinus Laricio des Kalkbodens mit analysirt.

	Pinus Pinaster		P. Laricio
	Kieselb.	Kalkb.	
Phosphors.	9.00	9.14	11.33
Kiesels.	9.18	6.42	7.14
Kalk	40.20	56.14	49.13
Eisenoxyd	3.83	2.07	3.29
Magnesia	20.09	18.80	13.49
Kali	16.04	4.95	13.56
Natron	1.91	2.52	2.24
Zusammen	100.25	100.04	100.18
Aschengehalt %	1.32	1.535	2.45

Die analysirten Kastanien wuchsen auf den gleichen Böden, wie die Strandkiefer. Hier kamen Blätter und Holz getrennt zur Untersuchung.

Castanea vesca.	Blätter		Holz	
	Kieselb.	Kalkb.	Kieselb.	Kalkb.
Kieselsäure . .	5.79	1.46	3.08	1.36
Phosphorsäure . .	12.32	12.50	4.53	4.27
Kalk	45.37	74.55	73.26	87.30
Magnesia . . .	6.63	3.70	3.99	2.07
Kali	21.67	5.76	11.65	2.69
Natron	3.86	0.66	0.00	0.28
Eisenoxyd . . .	1.07	0.83	2.04	1.27
Schwefelsäure . .	2.97	0.00	1.43	0.64
Chlor	0.30	0.52	—	0.08
Zusammen . . .	99.98	99.98	99.98	99.96
Asche in $^0/_0$ . .	4.80	7.80	4.74	5.71

Was in diesen Tabellen zunächst auffällt, ist der grosse Unterschied im Gehalt an Kalk und Kali. Die auf Kieselboden gewachsenen Bäume sind viel reicher an Kali und viel ärmer an Kalk als diejenigen des Kalkbodens.

Die Verfasser ziehen aus diesen Befunden den Schluss, dass Kalkreichthum des Bodens die Aufnahme des Kali beeinträchtigt, während es diejenige des Kalks befördert und hiermit einen anomalen, für die Pflanze schädlichen Zustand schafft.

Bedeutsam ist vielleicht auch der Unterschied der Aschen im Gehalt an Eisenoxyd, obwohl er wegen der geringen in Betracht kommenden Menge weniger auffällt. Strandkiefer und Kastanie sind, namentlich in ihren Blättern, auf Kalkboden viel ärmer an Eisenoxyd als auf Kieselboden. Zieht man dabei den geringen Gehalt der Blätter an Chlorophyll auf Kalkboden in Betracht, so wird man mit Wahrscheinlichkeit schliessen dürfen, dass bei kalkfeindlichen Pflanzen, die auf Kalkboden wachsen, die Aufnahme des Eisens, bezw. seine Fortleitung beeinträchtigt wird, und damit die Chlorophyllbildung eine Einbusse erfährt. Auch Contejean hat unter solchen Umständen stets gelbliche Färbung beobachtet, so bei Sarothamnus, Ulex, Calluna, Anthoxanthum Puellii.

Die physiologischen Ursachen des schädlichen Einflusses des Kalkcarbonats auf gewisse Pflanzenarten sind durch die Untersuchungen von Fliche und Grandeau unserem Verständniss näher gerückt; dagegen bleibt das ungleiche Verhalten der Arten ganz unerklärt. Eine Affinität der „kalkholden“ Gewächse zum Kalkcarbonat, ähnlich derjenigen der Halophyten zum Chlornatrium, der Nitrophyten zum Salpeter scheint hier nicht in Betracht zu kommen; die von den einzelnen Pflanzenarten aus demselben Boden aufgenommenen Kalkmengen sind zwar in der Regel sehr ungleich, aber ohne merklichen Zusammenhang mit der grösseren oder geringeren Fähigkeit, auf kalkreichem Substrat zu gedeihen.

So wachsen z. B. im künstlichen Wald von Champfétu auf kalkarmem Boden (0,35 % CaO) gemeinschaftlich der in der Natur Kalkholde Cytisus Laburnum, mit 27,15 % CaO), der kalkfeindliche Ulex europaeus mit 25,97 CaO, der ebenfalls kalkfeindliche Sarothamnus scoparius mit 25,03 CaO, und die indifferente Robinia Pseudacacia mit 58,97 % CaO in der Asche. Zieht man in Betracht, dass der Goldregen nur die halbe Aschenmenge der übrigen Arten enthält, so ergiebt sich, dass derselbe, obwohl kalkhold, kalkärmer ist als seine kalkfeindlichen Verwandten.

§ 2. **Kalkboden und Florencharakter.** Die Flora einer Gegend, deren Krume bereits aus sehr kalkarmen Gesteinen wie Granit, Sandstein oder Schiefer, theils aus kalkreichem Gesteine hervorgegangen ist, zeigt einen sofort in die Augen fallenden Unterschied in der floristischen Zusammensetzung der Vegetationsdecke beider Bodenarten, obwohl viele Gewächse sowohl das kalkreiche, wie das kalkarme Substrat bewohnen. Streng an kalkarmen Boden gebunden sind z. B. in Deutschland: Calluna vulgaris, Vaccinium Myrtillus, Sarothamnus scoparius, Scleranthus perennis, Rumex Acetosella, Digitalis purpurea, während man u. a. folgende Arten nur auf Kalkboden antreffen wird: Prunus Mahaleb, Aster Amellus, Hippocrepis comosa, Teucrium montanum, T. botrys, Globularia vulgaris, Epipactis rubiginosa etc. Manche Arten zeigen nur eine ausgesprochene Vorliebe für die eine oder die andere Bodenart, ohne sich so streng an dieselbe zu halten. So zeigt sich der so gemeine Adlerfarn nur selten auf Kalkboden, Anthyllis Vulneraria und Scilla bifolia selten auf kalkarmem Boden, — wobei als kalkarm ein Boden zu verzeichnen ist, der weniger als 3 % Kalk enthält.

Nach dem im Vorhergehenden nachgewiesenen schädlichen Einfluss des Kalkcarbonats auf gewisse Pflanzenarten, ist das Fehlen der letzteren auf kalkreichem Substrat wohl verständlich. Nicht minder begreiflich erscheint es, dass manche Arten, obwohl nicht besonders kalkbedürftig, auf Kalkboden beschränkt sind. Aehnlich wie die Halophyten, sind es Flüchtlinge des Kampfes ums Dasein, die sich auf Kieselboden gegen stärkere Concurrenten nicht zu behaupten vermögen, aber Kalkboden besser als sie vertragen.

Dass der eigenartige Florencharakter des Kalkbodens in erster Linie mit dessen chemischen Eigenschaften zusammenhängt, wäre nie in Zweifel gezogen worden, wenn die gleichen Pflanzenarten immer gleiches Verhalten zeigten; dieses ist jedoch nur in beschränktem Maasse der Fall. Nur solche Arten, für welche der Kalk giftig ist, bleiben von Kalkboden constant fern. Im Uebrigen ist der Unterschied zwischen Kalkflora und Kieselflora nicht

constant, wie zwischen Halophyten und Nichthalophyten, sondern nach dem Gebiet wechselnd. In einer Gegend mit verschiedenen Bodenarten, aber sonst gleichen Existenzbedingungen der Vegetation werden sich stets bestimmte Pflanzenarten nur auf Kalkboden, andere nur auf Kieselboden zeigen, während eine dritte Gruppe mehr oder weniger indifferent sein wird. Listen der drei Gruppen in dieser einen Gegend werden für eine zweite Gegend nur theilweise ihre Gültigkeit bewahren. Manche kalkscheue Art der ersten Gegend ist in der zweiten kalkhold, oder umgekehrt und viele der in einer Gegend bodensteten Arten zeigen sich in einer anderen auf jeder Bodenart.

Beispielsweise fand Bonnier, dass die Listen der mehr oder weniger bodensteten Arten, die für die Schweizeralpen aufgestellt worden sind, im Dauphiné keine volle Gültigkeit mehr besassen. Noch weniger lassen sich dieselben auf die Karpathen oder auf Scandinavien übertragen. So bevorzugt die Lärche in der Schweiz und in Tirol das kalkarme Urgestein und ist auf Kalk selten, während sie in Baiern und Salzburg ganz allgemein auf Kalkboden, aber nicht auf Kieselboden vorkommt und in den Karpathen gleichmässig auf allen Bodenarten wächst.

Die Literatur weist eine ziemlich grosse Anzahl ähnlicher Fälle auf: „Pinus montana Mill. ist in ihren Formen uncinata und Pumilio eine entschiedene Kalkpflanze, sie wechselt dort (d. h. in den Schweizeralpen) auffallend je nach der Unterlage mit Alnus viridis. Die Legföhre bildet auf den Geröllhalden der Kalkgebirge ihre Buschwälder, während die Erle die Abhänge des Urgebirges bekleidet. In den Karpathen hingegen ist das Krummholz bodenvag.“ (Christ). — Folgende Arten sind nach Wahlenberg in den Karpathen kalkstet, in der Schweiz nach Christ bodenvag: Dryas octopetala, Saxifraga oppositifolia, die meisten Alpenleguminosen, Gentiana nivalis, G. tenella, G. verna, Erica carnea, Chamaeorchis alpina, Carex capillaris. — Bupleurum stellatum und Phaca alpina sind in den Karpathen kalkstet, in der Schweiz kieselhold. — Geum reptans ist nach Bonnier in Savoien (Mt. Blanc) exclusive Kalk-, im Dauphiné exlusive Kieselpflanze; in der Schweiz scheint sie bodenvag zu sein.

Angesichts solcher Erscheinungen, welche sich mit jeder Untersuchung vermehrten, so dass die Zahl der wirklich bodensteten Arten mehr und mehr zusammenschrumpfte, fing man in der Mitte des Jahrhunderts an, allmählich einen chemischen Einfluss des Bodens auf den Florencharakter in Zweifel zu ziehen und die Unterschiede der Kalk- und der Kieselflora auf physikalische Factoren zurückzuführen. Der ausgezeichnete schweizerische Forscher Thurmann siegte eine Zeit lang mit seiner „physikalischen Theorie“, welche den chemischen Einfluss nicht bloss der Kieselsäure, sondern auch des Kalkcarbonats vollständig ver-

neinte und die Unterschiede der Flora ausschliesslich auf solche der Feuchtigkeit und des Aggregatzustandes des Bodens zurückführte.

Thurmann theilte die Gesteine ein in eugeogene, welche einen reichen Detritus liefern, und dysgeogene, welche nur wenig oder gar nicht in Detritus zerfallen. Die Hygrophyten sind an eugeogenen, die Xerophyten an dysgeogenen Boden gebunden. Nach der physikalischen Beschaffenheit des Detritus unterschied Thurmann weiter pelogene, Bodenarten, von sehr feinkörniger, erdiger Beschaffenheit und psammogene von mehr oder weniger grobkörniger, sandiger Beschaffenheit. Nach dem Grade ihrer Zertheilung wurden die pelogenen Böden weiter eingetheilt in perpelische, hemipelische, oligopelische und die psammischen ganz ähnlich in perpsammische u. s. w. Zwischenformen beider Hauptgruppen wurden als pelopsammisch unterschieden.

Die sogenannten Kieselpflanzen sind nach Thurmann Hygrophilen; die Kalkpflanzen Xerophilen. Nicht die Anwesenheit von Kieselsäure oder Kalk, sondern diejenige grösserer oder geringerer Wassermengen ist für ihr Auftreten maassgebend, während die anderen physikalischen Unterschiede feinere Nüancen in der Zusammensetzung der Pflanzendecke hervorrufen sollen.

Dass die eben kurz skizierte Theorie sich lange Zeit so allgemeiner Zustimmung erfreute und die chemische beihnahe in Vergessenheit geriet, wurde von Nägeli, der 1865 zu Gunsten der letzteren in einer geistreichen Abhandlung auftrat, wesentlich auf den Umstand zurückgeführt, dass „die Behauptungen der physikalischen Theorie sich in einer gewissen Unbestimmtheit bewegen, so dass die Kritik nirgends eine feste Handhabe zur Widerlegung hat, und nichts schwieriger ist, als eine vage Vorstellung zu berichtigen.“

Dennoch sind Nägeli viele Bekehrungen nicht gelungen, wohl schon deshalb nicht, weil die besseren Kräfte beinahe ganz durch die Laboratoriumarbeit in Anspruch genommeu waren, während die anderen solchen allgemeinen Fragen damals glücklicherweise fern blieben. Erst seit 1880 hat es wieder angefangen, auf dem Gebiet rege zu werden, mit dem Ergebniss, dass die sogenannte chemische Theorie, gestützt auf eine richtige Auffassung des Problems sowie durch ein besseres Material an Beobachtungen in der Natur, sowie Bodenanalysen und Culturen, jetzt unerschütterlich feststeht.

Eine Hauptursache des Discredits, in welchen die chemische Theorie gerathen war, ist in der damals herrschenden falschen Auffassung des Bodeneinflusses zu suchen. Es wurde angenommen, dass die Kalkpflanzen des Kalks, aber nicht der Kieselsäure, die Kieselpflanzen dagegen der Kieselsäure, aber nicht des Kalks zur Ernährung bedurften. Es braucht nicht mehr betont zu werden, dass solche Anschauungen, welche merkwürdigerweise jetzt noch von einigen Pflanzengeographen gehegt werden, der Wirklichkeit nicht entsprechen.

Die Unhaltbarkeit der sogenannten physikalischen Theorie ergiebt sich schon mit grösster Sicherheit daraus, dass auch bei gleichen physikalischen Eigenschaften des Substrats, die Flora nach dessen chemischen Eigenschaften wechselt. Auf den Felsen eines Stromes im kalkarmen Granitgebirge wird man nach Boulay z. B. beobachten: Hypnum dila-

tatum, H. ochraceum, Brachythecium plumosum, Amblystegium irriguum, Fontinalis squamosa, Rhacomitrium aciculare, Pterigophyllum lucens. Vergeblich wird man nach diesen Arten im Kalkgebirge suchen. Hingegen wird man in den Gewässern des letzteren viele dem Kieselgestein fehlende Arten, z. B. solche von Cinclidotus finden.

Nicht minder wesentlich verschieden ist in kalkreichem und kalkarmem Wasser die Algenflora, auch die freischwebende (z. B. die Desmidiaceen).

In allen solchen Fällen kann der Unterschied nur mit dem Kalkgehalt des Wassers zusammenhängen, denn die physikalische Beschaffenheit des Substrats ist für die oberflächlich befestigten Moose gleichgültig und kommt für freischwebende Algen erst recht nicht in Betracht.

Sehr instructiv ist auch der Unterschied in der Flora von Hoch- und Wiesenmooren. In beiden Fällen ist das Substrat Torf, im ersten Falle aber ist es von kalkarmem, im letzteren Falle von kalkreichem Wasser durchtränkt. Die Flora beider Moore ist aber eine sehr ungleiche. Nur auf Hochmooren findet man Sphagnum, Viola palustris, Spergula pentandra, Drosera, Vaccinium uliginosum und V. Vitis idaea, Calluna vulgaris, Rhododendron ferrugineum, Pedicularis silvatica, Carex dioica, Aira flexuosa, Pteris aquilina etc. etc., nur auf Kalkmooren hingegen: Spergula nodosa, Pedicularis palustris, Erica carnea, Primula auricula, Carex Davalliana, Sesleria coerulea etc.

Grosse Unterschiede zeigen sich auch zwischen den Moosen und Flechten, die an der Oberfläche von Felsen wachsen, je nachdem diese kalkarm oder kalkreich sind, während für die meisten, wenn auch nicht für alle Arten, die physikalische Beschaffenheit irrelevant ist. So sind die Arten von Andreaea sämmtlich kalkfeindlich, ferner viele Arten von Rhacomitrium, Grimmia, Dicranum etc., während schon aus der Anwesenheit bestimmter anderer Formen, namentlich solcher von Barbula, Pottia, Desmatodon, Encalypta, Gymnostomum etc. mit Sicherheit auf Kalkstein als Unterlage geschlossen werden darf. Viele Flechten der Felsen zeigen eine ähnliche Abhängigkeit von der chemischen Beschaffenheit der Unterlage, während für andere, namentlich sich sehr langsam entwickelnde, grosse Dauerhaftigkeit des Substrats, also eine physikalische Eigenschaft, maassgebend sein soll. Flechten der letzteren Art findet man vorwiegend auf Granit oder Porphyr, aber auch auf sehr festem krystallinischem Kalkgestein.

Ein Quarzsand besitzt ganz ähnliche physikalische Eigenschaften wie ein krystallinischer Kalksand, und doch haben beide ihre durchaus charakteristischen Moose, ersterer z. B. Brachythecium albicans, letzterer Barbula inclinata. Nicht weniger verschieden ist die Moosflora des Lehms, je nachdem derselbe kalkarm oder kalkreich ist, obwohl die physikalischen Eigenschaften nur wenig verschieden sind. So lernte Sendtner Ephemerum serratum, Phascum crispum,

[1]) C. fontinaloides ist nach Limpricht in Schlesien kalkscheu.

Pleuridium subulatum etc., als so kalkfeindlich kennen, dass er ihr Dasein als geeignet hielt, einen zur Ziegelbrennerei geeigneten Lehm anzuzeigen.

Die die Basis der ganzen physikalischen Bodentheorie bildende Annahme, dass die Kalkpflanzen xerophil, die Kieselpflanzen hyprophil seien, entbehrt jeder Annahme. Kalkreiche und kalkarme Gewässer sind auch physiologisch gleich nass, Hochmoore und Wiesenmoore gleich feucht. Aber auch auf erdigem Boden giebt es Hygrophilen auf Kalkboden, Xerophilen auf kalkarmem Boden. Ja, auf Basalt kehrt sich das Verhältniss geradezu um, indem die Kieselpflanzen dann das wenig zersetzte Gestein als Xerophyten, die Kalkpflanzen die Feinerde als Hygrophyten bewohnen. Beispiele von ausgesprochenen Hygrophilen des Kalkbodens sind z. B.: Ranunculus lanuginosus, Arabis alpina, Moehringia muscosa, Bellidiastrum Michelii, Campanula pusilla etc.

Grösste Abhängigkeit von der chemischen Beschaffenheit des Substrats contrastirt manchmal sogar in auffallendster Weise mit grösster Gleichgültigkeit in Bezug auf die rein physischen Bedingungen. So schreibt Schultz: „Eine Reihe von Pflanzen hat die Eigenschaft, auf jedem Standorte, vom dürrsten Felsboden bis zur sumpfigen Torfwiese leben zu können. Die meisten von diesen sind eigenartigerweise kalkbedürftig, z. B. Polygala comosa, P. amara, Astragalus danicus, Phyteuma orbiculare, Gentiana cruciata, Prunella grandiflora, Orchis militaris, Carex flacca etc." (l. c. p. 43) So wächst nach Boulay Hypnum chrysophyllum an allen kalkreichen Standorten, in Sümpfen, auf Dolomitsand, auf trockenen Steinen und auf Wiesen. Hingegen wachsen Grimmia leucophaea und Gr. trichophylla auf beinahe allen von Thurmann unterschiedenen Bodenarten, unter der einzigen Bedingung, dass sie kalkarm sind. Achillea moschata und A. atrata, die in den Gegenden, wo sie gemeinschaftlich wachsen, ausgesprochen bodenstet sind, erstere auf Kieselboden, letztere auf Kalkboden, sind in Bezug auf die physikalischen Eigenschaften ganz bodenvag.

Nach dem Gesagten muss in den chemischen Eigenschaften des Bodens allein oder doch in erster Linie die Ursache des Unterschieds zwischen Kalk- und Kieselflora liegen. Auch hier muss daher der Schlüssel der räthselhaften Erscheinung, dass die gleiche Pflanzenart nach der Gegend ungleiches Verhalten der chemischen Bodenbeschaffenheit gegenüber zeigt, gesucht werden. Die Ursache solches ungleichen Benehmens ist offenbar dadurch bedingt, dass eine auf kalkreichem Substrat gewachsene Pflanze, wie oben (S. 107 u. f.) gezeigt wurde, einen anders beschaffenen Organismus darstellt und daher andere physiologische Eigenschaften und eine andere Oekologie besitzt, als eine auf kalkarmem Substrat gewachsene.

Ungleiche pflanzliche Organismen verhalten sich

aber, sogar oder vielmehr gerade bei sehr naher Verwandtschaft, äusseren Einwirkungen gegenüber ungleich. Was der Kalkform einer Art zu gute kommt, wird daher oft die Kieselform weniger begünstigen oder ihr sogar schaden. Die äusseren Bedingungen wechseln aber nach den Gegenden.[1]) In einer Gegend ist die Kieselform, in einer anderen die Kalkform den Bedingungen besser angepasst, während in einer dritten Gegend beide Formen sich im Kampf ums Dasein zu erhalten vermögen. Dementsprechend ist ein und dieselbe Art im ersten Gebiet kalkscheu, im zweiten kalkhold, im dritten bodenvag,



Fig. 54. *1* Gentiana excisa Presl. Kalkscheu. *2* Gentiana acaulis L. ex p. Kalkhold. $^2/_3$ nat. Gr.

Ein instructives Beispiel der ungleichen physiologischen Eigenschaften der Kalkform und Kieselform derselben Pflanzenart zeigt z. B. Pinus uncinata. Als Kalkform sucht diese Kiefer, wenigstens in der Schweiz und in Baiern, trockenes Gerölle auf, während sie als Kieselform steinige, trockene Standorte flieht und nur in Mooren vorkommt. In anderen Gebieten, bei anderem Klima werden möglicherweise die beiden Formen anderes Verhalten zeigen.

Nägeli und Christ haben für nahe verwandte Arten von Gentiana, Achillea und Rhododendron nachgewiesen, dass nahe übereinstimmende pflanzliche Organismen sich in Bezug auf die chemische Qualität des Substrats sehr ungleich verhalten. So ist z. B. in der Schweiz Gentiana acaulis kalkhold, während die nahe verwandte und meist nur als Varietät der ersteren aufgeführte Gentiana excisa kalkscheu ist (Fig. 54); ganz exclusiv ist keine von beiden. Aehnliche, allerdings

[1]) Die ausserordentlich grosse Empfindlichkeit des pflanzlichen Organismus geringfügigen äusseren Einflüssen gegenüber geht u. A. aus Wettstein's schönen Untersuchungen über Gentiana und Euphrasia hervor.

weniger ähnliche Paare sind Achillea atrata und moschata (Fig. 55), Rhododendron hirsutum und Rh. ferrugineum, Androsace pubescens und glacialis, Juncus Hostii und trifidus etc., wobei die erstgenannte Art die kalkliebende ist. Kerner hat eine lange Liste solcher Parallelarten aufgestellt.[1])



Fig. 55. *1* Achillea atrata. Kalkhold. *2* Achillea moschata. Kalkscheu. Nat. Gr.

Die Parallelformen sind in der Regel bodenstet in den Gegenden, wo beide vorkommen und bodenvag, wo die eine fehlt. Nägeli hat dieses ungleiche Verhalten in scharfsinniger Weise an dem Beispiel von Achillea atrata und moschata gedeutet.

Achillea moschata verdrängt A. atrata auf Kieselboden und wird von

---

[1]) Kerner I.

ihr auf Kalkboden verdrängt. Dagegen wächst die eine sowohl als die andere mit A. Millefolium zusammen. Offenbar machen die beiden erstgenannten, wie sie äusserlich einander höchst ähnlich sind, analoge Ansprüche an die Aussenwelt. A. Millefolium dagegen, welche von beiden ferner steht, con-concurrirt nicht mit ihnen, weil sie auf andere Existenzbedingungen angewiesen ist. Fehlt die eine der beiden Arten, so wird die andere bodenvag.

„Im Bernina-Heuthal (Oberengadin) kommen A. mochata, A. atrata und A. millefolium in Menge vor; A. moschata und A. millefolium auf Schiefer, A. atrata und A. Millefolium auf Kalk. Wo der Schiefer mit Kalk wechselt, da hört auch immer A. moschata auf und A. atrata beginnt. Es sind also hier die beiden Arten streng bodenstet; und so habe ich es an verschiedenen Orten in Bündten beobachtet, wo sie beide vorkommen. Mangelt aber eine Art, so ist die andere bodenvag. A. atrata bewohnt dann ohne Unterschied Kalk und Schiefer; und ebenso findet man A. moschata, obgleich dieselbe, wie es scheint, nicht so leicht auf den Kalk, wie jene auf den Schiefer geht, doch neben dem Urgebirge auch auf ausgesprochener Kalkformation mit der dieser eigenthümlichen Vegetation. Im Bernina-Heuthal traf ich mitten auf dem Schiefer, der mit A. moschata bevölkert war, einen grossen herabgestürzten Kalkblock, kaum mit zolldicker Krumme bedeckt. Auf demselben hatte sich eine Colonie von A. moschata angesiedelt, weil hier die Concurrenz der A. atrata ausgeschlossen war."

8. Der Humus.

§ 1. **Chemie und Physik des Humus.**[1]) Nur wenige natürliche Böden bestehen ausschliesslich aus Mineralstoffen, — nur solche nämlich, die des Pflanzenwuchses ganz entbehren. Sobald sich auf einem mineralischen Substrat Gewächse angesiedelt haben, seien es auch nur Bacterien, einzellige Algen und langsam wachsende Flechten, so entstehen durch ihr Absterben und ihre Zersetzung feinkörnige organische Stoffe, welche sich durch Vermittelung des Regens und der Thiere des Bodens allmählich innig mit den Mineralstoffen zu der, äusserlich durch ihre nahezu schwarze Färbung von rein mineralischem Detritus sofort unterscheidbaren dunkeln Erde oder Ackererde vermengen.

Die organischen Zersetzungsprodukte von Thier und Pflanze werden Humus genannt. Während des Vorgangs der Humification werden auf Kosten der pflanzlichen oder thierischen Leiche durch Oxydation Kohlensäure und Wasser erzeugt, letzteres aber in viel grösserer Menge als erstere, so dass der Rest viel kohlenstoffreicher wird, als der lebende Organismus es war. Bei hinreichendem Luftzutritt findet auf Kosten der Proteinstoffe Bildung von Ammoniak und Salpetersäure statt; doch bleibt der grösste Theil des Stickstoffs in schwer zer-

[1]) Vgl. namentlich Ad. Mayer und P. Müller.

setzlichen organischen Verbindungen erhalten. Das Nachstehende bezieht sich zunächst nur auf den allverbreiteten und wichtigen pflanzlichen Humus; der thierische Humus hat für die Gliederung der natürlichen Pflanzendecke nur ganz lokale Bedeutung und wird besonders behandelt werden.

Wie aus dem Vorhergehenden sich ergiebt, ist der Humus reich an zwei der wichtigsten Elemente der Pflanzensubstanz und zwar solchen, welche im anorganischen Nährmedium nur in sehr starker Verdünnung enthalten sind, Kohlenstoff und Stickstoff. Diese Nährstoffe sind jedoch, in der Form, welche sie im Humus bekleiden, für die grünen Pflanzen, ja für alle höheren Pflanzen unverwerthbar. Nur gewisse Bacterien und Pilze vermögen sie mehr oder weniger zu assimiliren oder in einfachere Verbindungen zu spalten. Manche Phanerogamen und Farne haben sich diese Eigenschaft niederer Pflanzen zu Nutze gemacht und vermögen dadurch indirekt dem Humus Kohlenstoff und Stickstoff zu entziehen; im Allgemeinen jedoch werden diese Stoffe nicht dem Humus, sondern der Kohlensäure der Luft und den Nitraten des Bodens entnommen.

Von allgemeinerer Wichtigkeit als Kohlenstoff und Stickstoff sind für die meisten Pflanzen die Aschenbestandteile, welche der Humus in grösserer Concentration und in besserer mechanischer Zertheilung enthält, als die rein mineralischen tieferen Schichten. Der Reichthum des Humus an nutzbaren Aschenbestandtheilen hängt theils mit dem Gehalt der verwesenden Pflanzentheile an solchen, theils mit der Thätigkeit der Regenwürmer zusammen, die Bodenbestandtheile aus der Tiefe nach oben befördern und in ihrer Verdauungsröhre mit dem Humus innig vermengen und verkleinern. Fügt man zu den erwähnten Eigenschaften noch die früher erwähnte Absorptionsfähigkeit hinzu, so wird man die günstigen Wirkungen des Humus auf die Vegetation wohl begreifen. Allerdings ist, wie nachher gezeigt werden soll, nicht jeder Humus solcher Eigenschaften theilhaftig und ein gutes Substrat des Pflanzenlebens.

Die organischen Bestandtheile des Humus sind noch sehr unvollkommen bekannt. Die einen haben Säurecharakter und gehen mit Alkalien lösliche, mit alkalischen Erden unlösliche dunkelfarbige Verbindungen ein. Die braunen Humusstoffe werden unter dem Collektivnamen Ulminsäure, die mehr schwarzen als Huminsäure zusammengefaßt. Die in Alkalien unlöslichen indifferenten Bestandtheile des Humus werden Humus, wenn sie schwarz, Humin wenn sie braun gefärbt sind, genannt.

Erschwerte Zufuhr von Sauerstoff begünstigt die Bildung und Anhäufung der sauren Verbindungen und dadurch die Bildung des sauren Humus, der im Gegensatz zu dem bei reichlichem Sauerstoff-

zutritt entstehenden milden Humus eine üppige und formenreiche Vegetation nicht aufkommen lässt.

Der mildere Humus ist meist locker und heisst dann Mull. Er ist mit mineralischen Bodenbestandtheilen innig vermengt und geht durch deren Zunahme, ohne scharfe Grenze, in den rein mineralischen Untergrund über. Mull zeigt sich nur auf mässig feuchtem frischem Boden und erreicht seine vollkommenste Ausbildung in schattigen Wäldern, wo ihn Regenwürmer fortwährend ihren Verdauungscanal durchziehen lassen und in Form loser lockerer Ballen ausscheiden. Der Mullboden der Wälder besteht thatsächlich ganz aus Wurmexcrementen und verdankt diesem Umstande seine ausgezeichneten Eigenschaften. Die reiche Durchlüftung des Mulls führt zur Bildung hochoxydirter neutraler Stoffe; Säuren bilden nur etwa den sechzehnten Theil seiner organischen Substanz.

Der saure Humus ist gewöhnlich als Torf ausgebildet. Letzterer stellt, im Gegensatz zum Mull, eine zusammenhängende, compakte Kruste dar, welche den mineralischen Bodenschichten nur aufliegt, ohne in dieselben allmählich überzugehen. Nur die im Torf reichlich entstehenden wasserlöslichen Humussäuren dringen in den Mineralboden ein und verleihen ihm eine dunkele Färbung. Im Gegensatze zum Mull, welcher sich im Regen schnell durchfeuchtet, ist der Torf wenig durchlässig, sodass das Regenwasser sich in Pfützen auf demselben ansammelt. Bei anhaltendem Regen jedoch saugt er sich voll wie ein Schwamm, ohne an den unterliegenden Mineralboden Wasser abzugeben.

Saurer Humus entsteht, wo immer die Sauerstoffzufuhr nur schwach ist, namentlich auf dem Boden stagnirender Gewässer, aber auch an trockenen, sonnigen Standorten, wo die Regenwürmer selten sind, welche das Zusammenbacken des Humus verhindern. Aus demselben Grunde fehlen im Torf die Mineralbestandtheile des Untergrunds, welche durch die wühlende Thätigkeit der Mullbewohner innig mit dem Humus vermengt werden.

Nasser Torf, der Torf im gewöhnlichen Sinne, ist charakteristisch für die Moore, trockener Torf für die Haiden. Letzterer kann daher zum Unterschied vom Moortorf als Haidetorf bezeichnet werden. Man sieht trockenen Torf auch in Wäldern entstehen, sobald in Folge von Ausforstung der Boden ausgetrocknet und die Würmer ausgestorben sind; damit ist auch die erste Stufe der Umwandlung von Wald in Haide gegeben.

Abgesehen vom Wassergehalt dürfte der Unterschied zwischen Haidetorf und Moortorf nicht sehr beträchtlich sein. Erhöhte, weniger nasse Stellen der Moore tragen im Wesentlichen die gleiche Vegetation, wie echte Haiden auf trockenem Boden.

§ 2. **Die Mycorhiza.** Mull und Torf sind von einem ausserordentlich reichen Gewirr von Mycelfäden, welche verschiedenen, jedoch nur

in seltenen Fällen ermittelten Pilzformen angehören und in den verschiedenen Humusarten verschieden zu sein scheinen, durchwuchert. Diese Pilze vermögen sowohl als Parasiten wie als Saprophyten zu existiren und bilden, indem sie die Wurzeln höherer Pflanzen umhüllen, die sogenannte Mycorhiza, welcher für die Ernährungsphysiologie vieler Wald- und Haidegewächse eine grosse Bedeutung zuzukommen scheint; es ist nämlich wahrscheinlich, dass der Pilz die organischen Humusbestandtheile des Humus verarbeitet und dieselben theilweise in assimilirbarer Form der Wurzel zuführt. (Fig. 56—60).

Die Mycorhiza wurde von Kamienski bei Monotropa Hypopitys (Fig. 56—57) und Fagus silvatica (Fig. 58) entdeckt und in ihrer Bedeutung erkannt. Später wurde von Frank, sowie von Wahrlich, Johow, Schlicht, Oliver, Groom, Janse und Anderen das constante Vorkommen



Fig. 56. Monotropa Hypopitys. Theil einer jungen Pflanze, 2 mal vergr. Nach Kamienski.

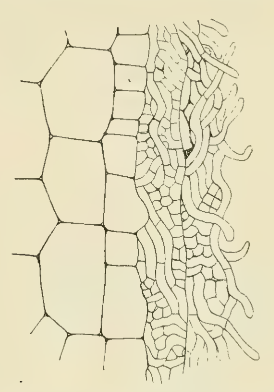


Fig. 57. Oberhaut u. Mycorhizapilz von Monotropa Hypopitys. Vergr. 450. Nach Kamienski.

der „Pilzwurzel" bei vielen anderen, theils grünen, theils nicht grünen Phanerogamen und Pteridophyten nachgewiesen und angenommen, dass diese Gewächse derselben zu normalem Gedeihen bedürfen. Die Bezeichnung Mycorhiza rührt von Frank her.

Der Pilz der Mycorhiza bildet entweder als blosser Epiphyt eine dichte Hülle um die in solchen Fällen der Wurzelhaare entbehrende Wurzel herum, oder er lebt als Endophyt im Inneren derselben. In beiden Fällen stehen die Hyphen in Zusammenhang mit im Boden wuchernden Pilzmycelien, deren Zugehörigkeit zu bekannten Formen in mehreren Fällen nachgewiesen wurde. So erkannte Wahrlich in den Wurzelpilzen gewisser Orchideen Arten von Nectria (N. Vandae und N. Goroschankiniana), während Noack, Reess und Fisch in Elaphomyces granulatus, Noack ausserdem in Arten von Geaster, Agaricus, Lactarius und Cortinarius und im bekannten Fliegenpilze die Wurzelpilze unserer Waldbäume nachwiesen.

Das Verhältnis zwischen Pilz und Wurzel ist wenigstens bei der endophytischen Mycorhiza ein mutualistisches, d. h. beiden Theilen nützliches, denn es geht aus P. Groom's Beobachtungen an Thismia mit Wahrscheinlichkeit hervor, dass die Anwesenheit des Pilzes fördernd auf die Bildung der Proteïnstoffe in den Wurzelzellen wirkt und dass zwischen beiden Theilen ein Austausch von Nährstoffen, allerdings unbekannter Natur, stattfindet.

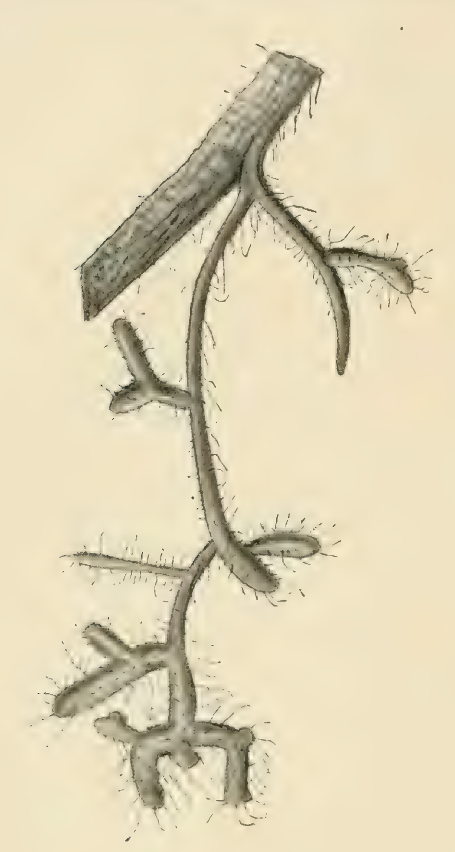


Fig. 58. Fagus silvatica. Mycorhiza mit Pilzhyphen. 9 mal vergr. Nach Kamienski.

Die Beziehungen zwischen Pilz und Wurzel sind in der epitrophischen Mycorhiza sehr einfache, in der endotrophischen hingegen oft recht complicirt. Als Beispiel der letzteren möge die von P. Groom näher studirte Mycorhiza von Thismia Aseroe etwas näher geschildert werden (Fig. 59). Das korallenartig verzweigte Wurzelsystem hat eine fein papillöse Oberfläche. Die zartwandigen stärkefreien peripheren Gewebe, welche Verf. als Scheide (*sh.*) bezeichnet, sind der Länge nach von einigen zarten Pilzfäden durchzogen. Innerhalb der Scheide befindet sich zunächst eine scharf differenzirte Zellschicht (*e.c.*), deren Zellen sämmtlich einen knäuelartig gewundenen, geschwollenen Pilzfaden enthalten. Diese Pilzfäden sind äusserlich von Cytoplasma überzogen. Auf den Exocortex folgt die Grenzschicht (*l.l.*), in deren Zellen zarte, dünne Pilzfäden stellenweise zu dicken, von Proteïnstoffen angefüllten Schläuchen anschwellen. Die innerste Lage der Rinde (Mediocortex, (*m.c.*) ist zwei oder dreischichtig, stärkereich und durch den Besitz todter, gelber Pilzmassen in sämmtlichen Zellen, mit Ausnahme der Raphidenschläuche, ausgezeichnet. Endodermis und Centralcylinder sind pilzfrei.

Beim Eintritt aus der Scheide in die tiefergelegenen Zellen wächst die Spitze des Pilzfadens direckt auf den Zellkern. In der Marklage der Rinde (Mediocortex), wo die Verhältnisse am klarsten sind, löst sich alsbald die Stärke der inficirten Zelle vollständig auf, um erst später, nach dem Tode des Pilzes, wieder aufzutreten. Letzerer aber bildet, sobald er mit dem Zellkern in Contakt gelangt ist, einen ei- oder birnenförmigen Schlauch, der sich mit Cystoplasma und Zellkernen füllt. (Fig. 60.) Nach einiger Zeit wird der Inhalt des Schlauches desorganisirt und in eine gelbe, körnige

Masse umgewandelt. Der Zellkern hat in der Zwischenzeit seinen Platz in der Zelle gewechselt, die Spitze des Pilzfadens aber folgt ihm und bildet, in Contact mit ihm, zu wiederholten Malen neue Schläuche. In der äusseren Schicht der Rinde leben die Hyphen länger und zeigen weniger deutliche oder (Scheide) keine Beziehungen zum Zellkern. Groom führt, unzweifelhaft mit Recht, das Wachsthum der Hyphenspitze in der Richtung des Nucleus auf Chemotropismus zurück. Aehnliches kommt bei unzweifelhaft parasitischen Pilzen, z. B. bei Puccinia asarina und bei Hemileia vastatrix, dem Pilz der Kaffeekrankheit, vor und ist bei der endotrophischen Mycorhiza ganz allgemein. Es handelt sich offenbar um ein vornehmlich in den inneren Rindenschichten entstehendes Produkt des Zellkerns. Die Anschwellung ist auf kräftige Ernährung zurückzuführen, da eine ähnliche Erscheinung auch bei Pilzculturen in Nährlösung eintritt, wenn die Concentration der letzteren zunimmt. Dass die Lösung der Stärke mit der Bildung der Proteinstoffe in den Schläuchen zusammenhängt, braucht nach dem Vorhergehenden nicht betont zu werden.

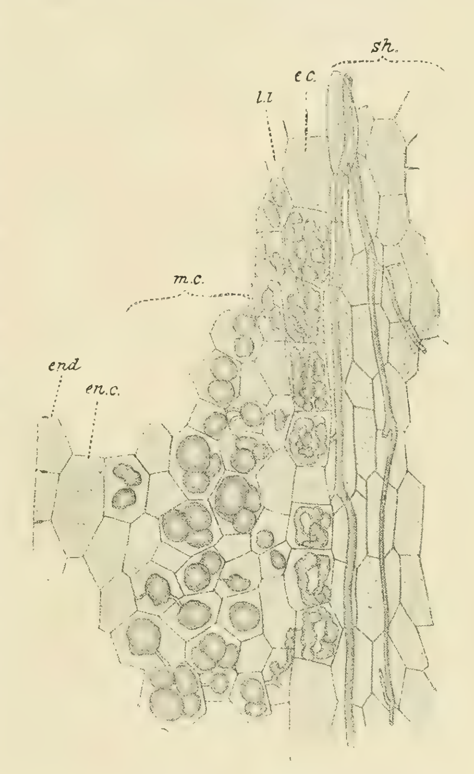


Fig. 59. Thismia Aseroe. Rinde der Mycorhiza. Nach P. Groom.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass der Pilz seiner Wirthpflanze gewisse Nährstoffe entzieht. Dass umgekehrt aus dem Pilze Stoffe in die Wirthzelle übertreten, zeigt sich beim Absterben der Schläuche, die unter Abgabe von Flüssigkeit zusammenschrumpfen. Was letztere in Lösung enthält und woraus die körnige Masse besteht, die im todten Schlauche verbleibt und seitens der Wirthpflanze nicht benutzt wird, konnte nicht festgestellt werden.

Die meisten der mit Mycorhiza versehenen Gewächse erhalten durch dieselbe jedenfalls nur einen Theil ihres Kohlenstoffbedarfs. Doch sind einige Pflanzen, namentlich solche des tiefen Waldschattens, von der Mycorhiza ganz abhängig geworden und haben ihr Chlorophyll verloren. Dieselben werden, ähnlich wie die sich direkt aus dem Humus ernährenden Pilze, Saprophyten genannt. Gewächse welche wohl Chlorophyll enthalten, und doch nachweisbar der organischen Bestandtheile des Humus bedürfen, bilden die Hemisaprophyten, eine

Mittelstufe zwischen echten Saprophyten oder **Holosaprophyten** und den ganz autotrophen Gewächsen. Die Saprophyten sind in einem späteren Abschnitt behandelt.

§ 3. **Die chemischen Unterschiede des Humus und die Flora.** Milder und saurer Humus ernähren eine ganz ungleiche Flora. Manche Arten können geradezu als Leitpflanzen des einen oder des anderen bezeichnet werden, so z. B. für den milden Humus Asperula odorata, Mercurialis perennis, Milium effusum, Melica uniflora, Stellaria nemorum etc., für den sauren aber Aira flexuosa, Majanthemum bifolium, Melampyrum pratense und verschiedene Moose wie Hylocomium triquetrum, Polytrichum formosum, Leucobryum etc. Auf dem sehr sauren Humus der Hochmoore nimmt die Vegetation entschieden xerophilen Charakter an, indem die Humussäuren die Absorption des Wassers durch die Wurzeln erschweren.

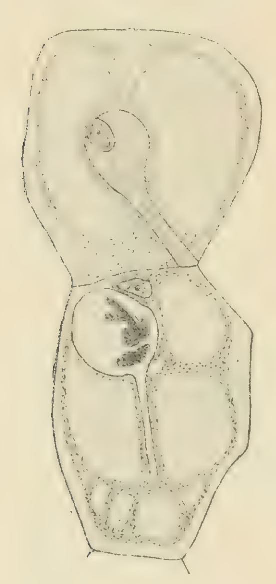


Fig. 60. Thismia Aseroe. Zwei Zellen der Mycorhiza. Nach P. Groom.

Milder und saurer Humus sind Collektivbezeichnungen für zahlreiche, namentlich nach der Natur der verwesenden Pflanzen wechselnde Humusarten, deren Unterschiede von dem feinen Chemismus der Pflanze leichter empfunden werden, als von dem groben Chemismus unserer Laboratorien. Jede Humusart hat ihre charakteristischen Pflanzenarten. Es giebt in Bezug auf die verschiedenen Humusarten, wie auf die mineralischen Bodenbestandtheile, bodenstete und bodenvage Pflanzen.

Manche Pflanzenarten wachsen nur auf dem Humus der Nadelwälder, z. B. Goodyera repens und der nordamerikanische Saprophyt Schweinitzia odorata. Monotropa Hypopitys tritt in Laubwäldern beinahe nur in ihrer kahlen, in Nadelwäldern in ihrer behaarten Form auf. Wir haben hier also einen Parallelfall zu der kalkholden Gentiana acaulis und ihrer kalkscheuen Verwandten, Gentiana excisa.

Die Wahl des Substrats geht bei manchen Humuspflanzen noch viel weiter, namentlich bei niederen Kryptogamen. Die Phanerogamen und Pteridophyten sind weniger exclusiv, doch fand ich das im tropischen Amerika weit verbreitete Trichomanes sinuosum stets nur auf Baumfarnen und das nordamerikanische Epidendrum conopoeum zieht die Rinde der Magnolien anderen Rinden vor.

Bei den Moosen des Humus zeigen sich alle Uebergänge zwischen Vorliebnehmen mit jeder humosen Erde und ganz ausgesprochener, oft

höchst eigenartiger Exclusivität. Faulende Baumstämme haben ihre bestimmten Moosarten, wie Plagiothecium silesiacum und Buxbaumia indusiata, die auf lebenden Baumstämmen nicht vorkommen.

Letztere haben wiederum eine reiche Moosflora (z. B. Leucodon sciuroides, viele Orthotrichum-Arten etc.), deren Bestandtheile sich an anderen Standorten nicht zeigen. Die meisten epiphytischen Moose sind nicht wählerisch, doch sind manche an bestimmte Baumsippen gebunden. So kommt Orthotrichum leucomitrium nur auf Nadelhölzern vor, während die Zygodon-Arten und Barbula latifolia sich nur auf Laubhölzern zeigen. Noch wählerischer sind z. B. Ulota Drummondii, die nur auf Sorbus aucuparia beobachtet wurde, Orthotrichum gymnostomum, das ausschliesslich Populus tremula bewohnt, das seltene Anacamptodon splachnoides, das bisher nur in der von abgefallenen Aesten hinterlassenen Höhlungen der Rothbuche aufgefunden wurde. Die Splachnaceen bewohnen beinahe ausschließlich thierischen Humus und sind meist sehr wählerisch: So kommt Tayloria splachnoides auf den verschiedensten modernden Thierkörpern vor und Tetraplodon mnioides auf den verschiedensten Excrementen, dagegen Tayloria serrata nur auf faulendem Menschenkot, Tayloria Rudolphiana auf dem Kot von Raubvögeln im Geäste der Bäume, Tetraplodon urceolatus auf Kot von Schafen, Ziegen und Gänsen, Splachnum ampullaceum auf Rinderkot, Splachnum luteum und Spl. rubrum auf Rennthierkot.

Die saprophytischen Pilze zeigen ähnliches Verhalten wie die Moose. Manche derselben zeigen sich überall, wo Pflanzen- und Thierreste in Verwesung übergehen, andere wiederum sind an bestimmte Substrate gebunden. So kommen die Marasmius-Arten nur auf abgefallenen Fichtennadeln vor, Antennatula pinophila nur auf abgefallenen Tannennadeln, Hypoderma Lauri nur auf abgefallenen Lorbeerblättern, Septoria Menyanthis nur auf den unter Wasser faulenden Blättern des Bitterklees, Poronia punctata nur auf Kuhfladen, Gymnoascus uncinatus nur auf faulendem Mäusekot, Ctenomyces serratus nur auf verwesenden Gänsefedern, Onygena corvina nur auf Raubvogelgewölle, Onygena equina nur auf faulenden Hufen etc.

9. Lebende Substrate: Die Parasiten.

Manche Pflanzen wachsen rein epiphytisch auf lebenden Substraten, ohne denselben Stoffe zu entziehen. Letzteres ist dagegen bei den Parasiten oder Schmarotzern der Fall, deren Lebensweise und Ernährungsmodus in einem späteren Abschnitt geschildert sind. Hier sollen nur ihre Beziehungen zu der chemischen Natur des Substrats berücksichtigt werden.

Pflanzliche Parasiten kommen sowohl auf Thieren wie auf Pflanzen vor, aber durchweg in ungleichen Arten. Im Uebrigen zeigen sich die Parasiten, wie die Humuspflanzen, theils sehr ausgesprochen, theils wenig wählerisch in Bezug auf die chemische Natur des Substrats. Die gewöhnliche Mistel, Viscum album, kommt sowohl auf Nadel- wie auf Laubbäumen vor, allerdings gewöhnlich in ungleichen Varietäten; die typische Form mit weissen Beeren bevorzugt die Laubbäume, eine Form mit gelben kleineren Früchten (V. laxum) ist dagegen mehr oder weniger an die Nadelbäume gebunden. Loranthus europaeus befällt Eichen und Kastanien; Arceuthobium Oxycedri ist in Europa an Juniperus Oxycedrus gebunden, in Nordamerika an gewisse Pinus-Arten.

Die verschiedenen Orobanche-Arten zeigen sehr ungleiches Verhalten. So wurde O. minor von G. Beck auf 58, O. ramosa auf 35 verschiedenen Pflanzenarten gefunden, während viele andere Arten dieser Gattung an eine bestimmte Wirthspflanze gebunden sind, z. B. O. rapum an Sarothamnus scoparius.

Viele Pilze befallen unterschiedslos Pflanzen oder Thiere der verschiedensten Verwandtschaftskreise, andere haben einen grösseren oder einen kleineren Kreis nahe verwandter Wirthspecies, wie Claviceps purpurea auf Gräsern, Cordyceps cinerea auf Carabus-Arten. Noch andere sind streng an eine Wirthspecies gebannt, wie Peronospora Radii auf Pyrethrum inodorum, Laboulbenia Baeri auf der Stubenfliege.

Soweit untersucht, sind solche exclusive Beziehungen auf die natürlichen Bedingungen beschränkt. So gelang es Brefeld, viele streng parasitischen Pilze als Saprophyten gedeihen zu lassen und Möller die Flechten ohne Algen zu cultiviren, ebenso gut wie es gelingt, die in der Natur streng an salzreichen Boden gebundenen Halophyten im Garten auf gewöhnlichem Boden zu ziehen.

Im Großen und Ganzen zeigen Parasiten und Saprophyten in Bezug auf die Wahl ihres Substrats ähnliche Unterschiede, wie die in Mineralböden bewurzelten Gewächse, und der Vergleich zwischen beiden Klassen ist für die Frage nach der Bedeutung der chemischen Beschaffenheit des Substrats sehr lehrreich. Wir haben unter den Pflanzen des Mineralbodens solche kennen gelernt, die sich ganz bodenvag verhalten, solche die eine mehr oder weniger ausgesprochene Bevorzugung chemisch bestimmter Bodenarten aufweisen, und solche, die an die Anwesenheit grosser Mengen gewisser Mineralstoffe, wie Kochsalz oder Kalkcarbonat durchaus gebunden erscheinen. Das gleiche wiederholt sich, mutatis mutandis, bei den Pflanzen organischer Substrate, nur in größerer Mannigfaltigkeit.

Wir begegneten namentlich bei den Kalkpflanzen der beim ersten Blick verwirrenden Erscheinung, daß ein und dieselbe Art in ungleichen Gebieten ganz ungleiche Ansprüche an die chemische Beschaffenheit

des Substrats macht. Das Gleiche zeigt sich aber auch bei manchen Parasiten. Die Mistel befällt in manchen Gegenden nur die Kiefer, in anderen nur Laubbäume. Loranthus europaeus wächst in Böhmen nur auf der Eiche, im Orient ausserdem auf der Kastanie. Puccinia sessilis auf Convallaria majalis, P. Digraphidis auf Polygonatum multiflorum und Majanthemum, P. Paridis auf Paris quadrifolia sind in vielen Gegenden streng an ihre erwähnten gewöhnlichen Wirthpflanzen gebunden, während sie in anderen durcheinander auf Convallaria, Polygonatum, Majanthemum, Paris wachsen, also bodenvag werden (Magnus). Aehnliches gilt noch von vielen anderen Pilzen. Dass es sich dabei, wie bei den Wirkungen des Kalks und anderer Mineralsalze, um Unterschiede der Organisation handelt, welchen wiederum ungleiche Ansprüche an die Lebensbedingungen entsprechen, kann wohl einem Zweifel nicht unterliegen. Solche Veränderungen der Organisation sind dem Auge nicht immer erkennbar, da sie in manchen Fällen auf die feinste, unseren Untersuchungsmitteln unzugängliche Plasmastructur beschränkt sind. Giebt es doch Pilzarten, die auf einzelnen Entwickelungsstadien mit einander ganz übereinstimmen, auf anderen aber deutlich und constant abweichen und sogar rein „physiologische“ Rostpilzarten, welche sich durch kein morphologisches Merkmal trennen lassen und doch in dem Gebundensein an ungleiche Wirthpflanzen, ohne jede Möglichkeit gegenseitigen Austausches, einen ausgeprägten specifischen Charakter zeigen (Eriksson).

Auswahl der Literatur.

1. Physikalische Eigenschaften.

Gain, Ed. Action de l'eau du sol sur la végétation. Revue générale de botanique. Tome VII. 1895.

— Recherches sur le rôle physiologique de l'eau dans la végétation. Ann. des sciences naturelles. Botanique. 7e série. Tome XX. 1895.

Hoffmann, H. Untersuchungen zur Klima- und Bodenkunde mit Rücksicht auf die Vegetation. Beilage zur Botanischen Zeitschr. 1863.

Mayer, Ad. Die Bodenkunde. 4. Auflage. 1895. (Lehrb. der Agriculturchemie. Zweiter Theil. 1. Abth.).

Sachs, J. Ueber den Einfluss der chemischen und physikalischen Beschaffenheit des Bodens auf die Transpiration der Pflanzen. Landw. Versuchsstationen 1859 und gesammelte Abhandl. Bd. I. S. 417.

Thurmann, J. Essai de phytostatique appliquée à la chaîne du Jura.

2. Chemische Eigenschaften des Bodens im allgemeinen.

Burgerstein, A. Einfluss äusserer Bedingungen auf die Transpiration. Wien 1876.

Schimper, A. F. W. I. Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze. Flora 1890.

— II. Ueber Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration vornehmlich in der Flora Java's. Monatsberichte der Berliner Akademie. Juli 1890.

Stange, B. Beziehungen zwischen Substratconcentration, Turgor und Wachstum bei einigen phanerogamen Pflanzen. Botan. Zeitung 1892.

Vesque, J. Influence des matières salines dissoutes sur l'absorption. Ann. Sc. nat. 6e s. T. 9.

3. Das Chlornatrium.

Battandier. Quelques mots sur les causes de la localisation des espèces d'une région. Bullet d. la Société botanique de France. Tome XXXIV. 1887.

Brick, C. Beiträge zur Biologie und vergleichenden Anatomie der baltischen Strandgewächse. Schriften der naturf. Ges. zu Danzig. Neue Folge. Nr. 7.

Hansteen, B. Beiträge zur Kenntniss der Eiweissbildung und der Bedingungen der Realisirung dieses Processes im phanerogamen Pflanzenkörper. Ber. d. deutschen botan. Gesellschaft. Bd. XIV. 1896.

Heinrich. Die Zusammensetzung der Asche der oberirdischen Theile von Chrysanthemum segetum. Landw. Annalen des Mecklenburg. Patriot. Vereins. Jahrg. XXIV. 1885.

Hoffmann, H. Ueber Kalk- und Salzpflanzen. Landw. Versuchsstat. Bd. XIII. 1870.

Lesage, P. Recherches expérimentales sur les modifications des feuilles chex les plantes maritimes. Revue générale de botanique. Tome II. 1890.

Richter, A. Ueber die Anpassung der Süsswasseralgen an Kochsalzlösungen. Flora 1892.

Rosenberg, O. Ueber die Transpiration der Halophyten. Oefversigt af Kongl. Vetensk.-Akad. Förhandl. Stockholm 1897.

Schimper, A. F. W. I. Ueber Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration, vornehmlich in der Flora Java's. Monatsber. der Berliner Academie der Wissenschaften. 1890.

— II. Die indomalayische Strandflora. Jena 1891.

— III. Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze. Flora 1890.

Schultz, A. Die Vegetationsverhältnisse der Umgebung von Halle. Halle 1888.

Stahl, E. Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Botanische Zeitung 1894.

4. Andere leicht lösliche Salze.

Junghuhn. Java etc., deutsch v. Hasskarl. 1852. Bd. I. S. 453 (Fumarolen).

Mayr, H. Aus den Waldungen Japan's. 1891. S. 27 (Fumarolen).

Schimper. Vergl. 3. (Nitrate etc. in III, Fumarolen in I. u. II.

5. Der Serpentin.

Lürssen, Ch. Die Farnpflanzen oder Gefässkryptogamen. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora. Bd. III. Leipzig 1889.
Milde. Filices criticae: Aspl. adulterinum. Botan. Zeitung 1868.
Sadebeck. I. Ueber Asplenium adulterinum. Verhandl. des botan. Vereins für die Prov. Brandenburg, Bd. XIII. 1872.
— II. Ueber die generationsweise fortgesetzten Aussaaten und Culturen der Serpentinformen der Farngattung Asplenium. Berichte über die Sitzungen der Gesellschaft für Botanik in Hamburg. III. Heft. S. 4. 1887.

6. Der Galmei.

Baumann, A. Das Verhalten von Zinksalzen gegen Pflanzen und im Boden. Landw. Versuchsstationen. Bd. 31. 1885. S. 1.
Hoffmann, H. I. Bot. Zeit. 1875.
— II. Untersuchungen über Variation. Bot. Zeit. 1877.
Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. Leipzig 1865.
Wirtgen, Ph. Une petite excursion dans les terrains calaminaires de la Vieille Montagne. Extr. des Bulletins de la Société royale de botanique de Belgique. Vol. IV. 1865.

7. Der kohlensaure Kalk.

Bonnier, G. I. Quelques observations sur les relations entre la distribution des Phanérogames et la nature chimique du sol. Bullet. de la Société botanique de France. T. XXVI. 1879.
— II. Etudes sur la végétation de la vallée de Chamounix et de la chaîne du Mont Blanc. Revue générale de botanique. T. I. 1889.
— III. Remarques sur les différences que présente l'Ononis natrix cultivé sur un sol calcaire ou sur un sol sans calcaire. Bullet. de la Société botanique de France. T. 41. S. 59. 1894.
Boulay, N. Etude sur la distribution géographique des Mousses en France. 1877.
de Candolle, A. Géographie botanique raisonnée. Tome I. p. 422 u. f. 1855.
Chatin, Ad. Le Châtaignier. Etude sur les terrains que conviennent à sa culture. Bullet. de la société botanique de France. 1870. S. 194.
Christ. Das Pflanzenleben der Schweiz. Basel 1879.
Contejean. Géographie botanique. 1881.
Drude, O. Ueber die Standortsverhältnisse von Carex humilis Leyss. bei Dresden, als Beitrag zur Frage der Bodenstetigkeit. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. 1887. S. 286.
Fliche, P. et Grandeau, L. I. De l'influence de la composition chimique du sol sur la végétation du Pin maritime (Pinus Pinaster Soland.) Annales de chimie et de physique. 4e série. Tome 29. 1873.
— De l'influence de la composition chimique du sol sur la végétation du châtaignier. Ibid. 5e série. T. 2. 1874.
— III. Recherches chimiques sur les Papilionacées ligneuses. Ibid. 5e série. T. 18. 1879.

Gillot, F. X. Influence de la composition minéralogique des roches sur la végétation. Colonies végétales hétérotopiques. Bulletin de la Société botanique de France. Tome 41. S. XVI. 1894.

Hilgard, E. W. Ueber den Einfluß des Kalkes als Bodenbestandtheil auf die Entwickelungsweise der Pflanzen. Wollny's Forschungen auf dem Gebiete der Agriculturphysik. 1888.

Kerner, A. I. Ueber das sporadische Vorkommen sogenannter Schieferpflanzen im Hochgebirge. Verh. d. K. K. Zoolog. botanischen Gesellschaft in Wien. Bd. XIII. 1863.

— II. Pflanzenleben. Bd. II. S. 490. 1891.

Kohl, G. Ueber Kalk und Kieselsäure in der Pflanze. Marburg 1889.

Magnin, Ant. La végétation de la région lyonnaise et de la partie moyenne du bassin du Rhône. Lyon 1886.

Masclef, A. Sur l'adaptation du Pteris aquilina aux sols calcaires. Revue générale de botanique 1892.

Mohl, H. v. Ueber den Einfluß des Bodens auf die Vertheilung der Alpenpflanzen. Vermischte Schriften botanischen Inhalts. 1845. S. 393.

Nägeli, C. v. Ueber die Bedingungen des Vorkommens von Arten und Varietäten innerhalb ihres Verbreitungsbezirkes. Sitzungsber. der Kgl. bayrischen Akademie. 1865. S. 367.

Parisot. Bulletin de la Société botanique de France. 1858.

Pfeffer, W. Bryogeographische Studien a. d. rhätischen Alpen. Chur 1869.

Planchon. Végétation spéciale des dolomies. Bullet. de la soc. botanique de France. Tome I.

Richard, O. D. Note au sujet des voies romaines. Bulletin de la société des antiquaires de l'ouest. Poitiers 1891.

Röthe, C. Ueber das Vorkommen der Herniaria glabra auf Dolomitsand. Ber. des naturhistorischen Vereins zu Augsburg. 1869.

Schimper, A. F. W. I. Ueber Kalkoxalatbildung in den Laubblättern. Botan. Zeitung. 1888.

— II. Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze. Flora 1890. (In beiden Arbeiten Litteratur über Vorkommen und Rolle des Kalks in den Pflanzen.)

Sendtner. Die Vegetationsverhältnisse Süd-Bayerns. 1854.

Timbal-Lagrave, Malinvaud. Bullet. de la Société botanique de France. Tome 33. p. XLV. 1886.

Unger, Fr. Ueber den Einfluss des Bodens auf die Verteilung der Gewächse, nachgewiesen in der Vegetation des nordöstlichen Tirols.

Vallot, Recherches physico-chimiques sur la terre végétale et ses rapports avec la distribution géographique des plantes. Paris 1883.

Weddell. I. Remarques sur le rôle du substratum dans la distribution des lichens saxicoles. Ann. d. sciences nat. Botan. VIe série. Tome I. S. 394. 1875.

— II. Sur le rôle du substratum dans la distribution des lichens saxicoles. Comptes rendus de l'Acad. de sciences de Paris. I. 76. 1873.

8. Der Humus.

de Bary, A. Vergl. Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bacterien. Leipzig 1884.

Boulay, l'Abbé. Etudes sur la distribution géographique des Mousses en France. 1877. p. 30 u. f.

Burgerstein, Alf. Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Transpiration der Pflanzen. Wien 1876. (Humusverbindungen.)

Christ, H. Das Pflanzenleben der Schweiz. S. 186 u. f.

Frank, A. B. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft 1885, 1887, 1888 und Lehrbuch der Botanik. 1892. Bd. I. S. 260 u. 548.

Groom, P. I. On Thismia Aseroe (Beccari) and its Mycorhiza. Annals of Botany. Vol. IX. 1895.

— II. On a new saprophytic Monocotyledon. Ibid. 1895.

Janse. Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises. Ann. du jardin botanique de Buitenzorg. T. XIV. 1896.

Kamienski, Fr. Les organes végétatifs du Monotropa hypopitys. Mém. de la société natur. de sciences de Cherbourg 1882.

Müller, P. E. Studien über die natürlichen Humusformen und deren Einwirkung auf Vegetation und Boden. Berlin 1887.

Noack, Fr. Ueber mykorhizenbildende Pilze. Botanische Zeitung 1889.

Schlicht. Beitrag zur Kenntniss der Verbreitung und der Bedeutung der Mykorhizen. Landwirth. Jahrbücher 1889.

Vogel. Zur Charakteristik der Hoch- und Wiesenmoore. Sitzb. der bayrischen Akademie. 1865. Bd. I. S. 104.

Wahrlich. Beitrag zur Kenntniss der Orchideenwurzelpilze. Botanische Zeitung 1886.

Vergl. ausserdem die Literatur über Saprophyten im zweiten Theil II. Die Genossenschaften und über Torfmoore: Dritter Theil. Zweiter Abschnitt. X. Edaphische Formationen in den temperirten Zonen.

9. Lebende Substrate: Parasiten.

Bary, A. de. Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze etc. Leipzig 1884.

Eriksson, J. Der heutige Stand der Getreiderostfrage. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch. 1897.

Laurent, Em. Influence de la nature du sol sur la dispersion du gui (Viscum album). Bullet. de la société royale de botanique de Belgique. Tome 29. 1890.

Magnus, P. In Hedwigia. Bd. XXXIII. S. 81 u. f.

Vergl. ausserdem die Literatur über Parasiten im zweiten Theile. II. Die Genossenschaften.

VI. Die Thiere.

1. Geographische Verbreitung der Bestäubungsvorrichtungen. § 1. Ornithophile Blüthen. Fr. Müller's und Th. Belt's Entdeckung der Kolibriblüthen. Die Honigvögel als Bestäuber. Scott-Elliot's Beobachtungen in Süd-Afrika. Ornithophilie in Neu-Seeland. Feijoa, eine Pflanze mit süssen Blumenblättern. — § 2. Entomophile Blüthen. Ungleiche Bestäuber im Tiefland und im Hochgebirge. Herm. Müller's Beobachtungen. Abnahme der Entomophilie in arktischen Ländern. Inselfloren und ihre Bestäuber. Langröhrige Falterblüthen für die Tropen charakteristisch. Spezielle Anpassungen: Yucca und ihre Bestäubung durch Motten. Bulbophyllum-Arten bei Singapore. **2. Pflanzen und Ameisen.** § 1. Die Ameisen als Pilzzüchter. Die Blattschneiderameisen im tropischen Amerika. Ihre Nester und Pilzgärten. Andere pilzzüchtende Ameisen. — § 2. Myrmecophilie. Th. Belt's Entdeckung der Ameisenpflanzen. Acacia cornigera und sphaerocephala. Cecropia adenopus. Nachweis des Nutzens der Ameisen als Pflanzenbeschützer. Andere Pflanzen mit axialen Wohnräumen. Pflanzen, bei welchen Blätter die Wohnräume liefern. Die extrafloralen Nektarien.

Die Anpassungen der Pflanzen an die Thierwelt bilden eines der umfangreichsten und am meisten bebauten Gebiete der Oekologie; die geographischen und topographischen Gesichtspunkte sind jedoch bis jetzt nur wenig berücksichtigt worden, obwohl es keinem Zweifel unterliegen kann und für bestimmte Fälle nachgewiesen ist, dass Unterschiede der Thierwelt solche der Pflanzenwelt bedingen. Für die Bestäubungsvorrichtungen und für die Beziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen ist in neuester Zeit ein viel versprechender Anfang nach der erwähnten Richtung gemacht worden. In Bezug auf die Aussäungsvorrichtungen ist wohl ein Zusammenhang zwischen der Verbreitung gewisser Thiere und Pflanzen in einzelnen Fällen behauptet worden, dagegen ist die Frage nach den Beziehungen von Grösse, Gestalt, Geschmack, Farbe und anderen Eigenschaften der Früchte zu den Eigenthümlichkeiten der sich von denselben ernährenden Thierarten noch gar nicht berührt worden. Die vielfachen Schutzmittel der Pflanzen gegen Zerstörung durch Thiere sind, ausser betreffs der Ameisen, höchstens in ganz hypothetischer Weise zur Charakteristik der Gebiete und ihrer einzelnen Formationen herangezogen worden; allerdings haben die diesbezüglichen

Erscheinungen bis jetzt nur ausnahmsweise den Gegenstand ernster wissenschaftlicher Forschung gebildet. Stahl's ausgezeichnete Arbeit über „Pflanzen und Schnecken"[1]) wird hoffentlich zu ferneren Untersuchungen anregen, bei welchen die Berücksichtigung geographischer Fragen gewiss zu lohnenden Ergebnissen führen würde.

1. Geographische Verbreitung der Bestäubungsvorrichtungen.

Durch die Untersuchungen K. Sprengel's und Darwin's, welchen solche von Fr. und H. Müller, Delpino, Hildebrand und vielen anderen Forschern ergänzend hinzutraten, ist endgültig der Nachweis geliefert worden, dass viele Blüthen zu ihrer Bestäubung der Mitwirkung gewisser Thiere, zumal Insekten, seltener Vögel bedürfen und diesem Umstande viele ihrer Eigenthümlichkeiten verdanken.

Zahlreiche Blüthen werden von den mannigfachsten Besuchern ausgebeutet und bestäubt, indem ihr Pollen und Nektar jedem frei oder doch leicht zugänglich zur Verfügung steht. Andere Blüthen sind in mehr oder weniger hohem Grade an bestimmte Sippen angepasst, sei es, dass ihre Lockmittel charakteristische Liebhabereien voraussetzen, sei es, dass der Zugang zum Nektar nur beim Besitze gewisser Körperformen oder gewisser Fähigkeiten möglich sei. Sind Anpassungen der letzteren Art an Thiersippen beschränkter Verbreitung gebunden, so ist ihr Vorhandensein oder Fehlen für die Vegetation bestimmter Gebiete charakteristisch.

§ 1. **Ornithophile Blüthen.** Das grösste pflanzengeographische Interesse wenigstens beim gegenwärtigen Standpunkt unserer Kenntnisse, ist den Anpassungen der Blüthen an Bestäubung durch Vögel zuzuschreiben, indem blüthenbesuchende Vögel auf bestimmte Gebiete beschränkt sind. Vornehmlich drei Klassen von Vögeln kommen dabei in Betracht, die Kolibris (Trochiliden), die Honigvögel (Nektariniden) und die Honigsauger (Meliphagiden), obwohl einzelne Vögel anderer Verwandtschaftsgruppen ebenfalls als Bestäuber eine Rolle spielen.

Die Kolibris sind auf Amerika beschränkt. Nur in der Phantasie gewisser Blüthenbiologen sieht man sie zuweilen die Blüthen Afrika's und Asien's umschwärmen. Ihre Bedeutung als Blüthenbestäuber wurde zuerst von Delpino hypothetisch ausgesprochen, aber erst durch Fr. Müller im Jahre 1870 nachgewiesen, welcher Kolibris als Bestäuber von Combretum-, Manettia- und Passiflora-Arten in St. Catharina beobachtete. Th. Belt gab bald darauf, auf Grund sorgfältiger Beobachtungen in Nicaragua, die erste ausführliche Beschreibung von Kolibriblüthen:

---

[1]) Jena 1888.

„Man konnte unter diesen Bäumen kleine Schaaren von Vögeln beobachten; einen grünen mit rothem Kopfe (Calliste Laviniae Cass.), einen anderen, glänzend grün mit schwarzem Kopfe (Chlorophanes guatemalensis) und einen dritten schön schwarz, blau und gelb mit gelbem Kopfe (Calliste larvata, Du Bus.). Diese Vögel und noch viele Andere waren mit Sicherheit zu erwarten, wo die kletternde Marcgravia umbellata ihre merkwürdigen Blüthen trug. Die Blüthen dieser hochstämmigen Liane sind kreisförmig geordnet und herabhängend, wie ein umgekehrter Kandelaber. Von der Mitte des Blüthenkreises hängt eine Gruppe eimerförmiger Gebilde herab, welche zur Blüthezeit eine süsse Flüssigkeit enthalten. Diese Flüssigkeit wirkt als Lockmittel für Insekten und diese wiederum für eine grosse Anzahl insektenfressender Vögel, einschliesslich der vorhin erwähnten und zahlreichen Kolibris. Die Blüthen sind derart gestellt, dass ihre herabhängenden Staubgefässe durch Vögel, welche die Nektarien erreichen wollen, abgebürstet werden; so wird der Pollen von einer Blüthe auf die andere getragen. Bei einer zweiten, von mir bei San Domingo beobachteten Marcgravia-Art befinden sich die Eimer in nächster Nähe der Blüthenstiele und die Blüthen sind nach oben gerichtet, so dass der Pollen durch die Brust des Vogels abgebürstet wird.“ (S. 128—129.)

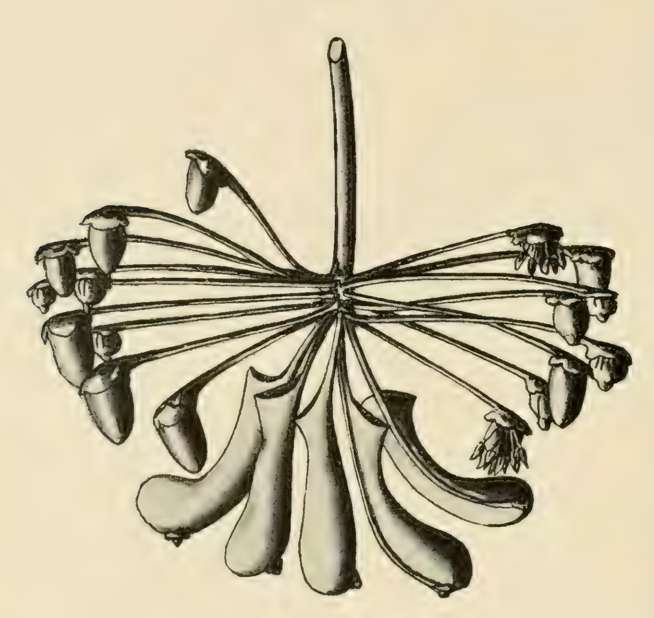


Fig. 61. Blüthenstand von Marcgravia umbellata, der Bestäubung durch Kolibris angepasst. Nat. Gr. Nach Flora Brasiliensis.

Auch für eine Erythrina-Art wurde bereits durch Belt die Ornithophilie nachgewiesen. . . „Viele Blüthen sind, wie diejenigen von Marcgravia, der Bestäubung durch Vögel angepasst. Unter diesen zog der „palo sabre“, Erythrina sp., ein kleiner rothblühender Baum, oft meine Aufmerksamkeit auf sich. Der Baum blüht im Februar und ist zur Blüthezeit laublos, so dass die grossen rothen Blüthen in weiter Entfernung leuchten. Jede Blüthe besitzt ein grosses, langes und ziemlich fleischiges Blumenblatt (die Fahne), welches gefaltet, seitlich abgeflacht und, mit Ausnahme einer kleinen Oeffnung, durch welche die Staubgefässe herausragen, geschlossen ist. Nur winzige Insekten können in das Innere der Blüthe gelangen, deren Grund eine honigartige Flüssigkeit ausscheidet. Zwei langgeschnäbelte Kolibriarten besuchen die Blüthe; die eine, Heliomaster pallidiceps Gould, ist ziemlich selten; die andere, Phoethornis

longirostris de Latt., konnte bei Beobachtung des Baumes während nur weniger Minuten mit Sicherheit gesehen werden."

Seit der klassischen Schilderung Belt's und den leider sehr kurzen Mittheilungen Fr. Müller's hat die Kenntniss der Kolibriblüthen erhebliche Fortschritte nicht aufzuweisen, denn die fern von der Heimath der Kolibris aufgestellten Vermuthungen verschiedener Biologen können als solche nicht gelten. Der Antheil, der den Kolibris an den Eigenthümlichkeiten vieler amerikanischer Blüthen sicher zukommt, wird erst auf Grund sorgfältiger und kritischer Untersuchungen an Ort und Stelle nachgewiesen werden können. Unzweifelhaft haben diese lebhaft gefärbten Bestäuber eine Vorliebe für die rothe, speciell die brennend rothe Farbe; in kolibrireichen Gegenden, z. B. auf den Antillen, habe ich selten eine in rothem Blüthenschmuck an der Sonne prangende Holzpflanze gesehen, ohne, bei einiger Geduld, auch Kolibris an derselben beobachten zu können. Namentlich ist es mir in lebhafter Erinnerung, die mit scharlachrothen Nectarien prangende Norantea guianensis auf Trinidad von Kolibris umschwärmt gesehen zu haben. Auch an den höchst eigenartigen grossen tief carminrothen Blüthen von Couroupita guianensis habe ich solche Besucher beobachtet. In dem Garten eines von mir an der Küste von Massachussets im Sommer bewohnten Hauses konnte ich alltäglich die einzige dortige Kolibriart (Trochilus colubris) einen tief carminroth blühenden Weigeliastrauch besuchen sehen. Diese Bevorzugung für rothe Farbe schliesst jedoch den Besuch anders gefärbter Blüthen nicht aus; so haben die Blüthen der mir bekannten Marcgravia-Arten matte, bräunliche Färbung.

Kerner will den Reichthum der amerikanischen Flora an rothblühenden Pflanzen in ursächlichem Zusammenhang mit der Anwesenheit der Kolibris bringen. Wie verhält es sich aber mit diesem Reichthum? Allerdings würde der Unkundige, der in einem tropisch-amerikanischen Hafen landet und das Flammenmeer der blühenden Poinciana regia erblickt, nach berühmtem Muster, zu berichten geneigt sein, dass die Bäume im tropischen Amerika roth blühen. Nur ist dieser glänzendste aller rothblühenden Bäume ostindischen Ursprungs, ähnlich wie viele andere Pflanzen mit scharlachrothen Schauapparaten, welche in warmen Zonen allgemein als Zierpflanzen cultivirt werden. Ich habe nicht den Eindruck gehabt, dass die rothe Farbe in der amerikanischen Flora mehr hervortritt als etwa in der malayischen.

Da die Honigvögel, welche den grössten Theil Afrika's, das tropische Asien und Australien bewohnen, ebenfalls als Blüthenbestäuber nachgewiesen sind, und ähnliche Vorliebe für rothe Farbe besitzen, so könnte man sich allerdings die Frage stellen, ob der thatsächlich grössere Reichthum an leuchtend rothen Blüthen und Bracteen, der die warme Zone vor der nordtemperirten auszeichnet, mit der Ornithophilie zusammenhängt. Zu den, in in solcher Weise ausgezeichneten Blüthen gehören in Amerika u. a. zahlreiche Bromeliaceen, namentlich Arten von Aechmea und Vriesea, im malayischen

Archipel Zingiberaceen an; ich habe aber niemals irgend welche Vögel in der Nähe dieser Pflanzen gesehen. Die Bromeliaceen mit bunten Bracteen bewohnen, soweit ich sie an ihren natürlichen Standorten gesehen habe, nur schattige Plätze, wo die sonnenliebenden Kolibris selten gesehen werden, und die malayischen Zingiberaceen kommen aus dem tiefsten Waldschatten, wo Honigvögel vergeblich gesucht werden würden, nicht heraus.

Eine ganz ähnliche Rolle wie die Kolibris in der neuen Welt spielen die Nectariniiden oder Honigvögel in der warmen Zone der alten, doch treten sie wohl nur im tropischen und südlichen Afrika in ähnlicher Zahl der Arten und Individuen auf. Die Beziehungen der Honigvögel zu den Blüthen wurden in Südafrika von Scott-Elliot untersucht, dessen vortreffliche Arbeiten uns zuerst eine nähere Einsicht in die Structur ornithophiler Blüthen eröffnet haben.

Die südafrikanischen Honigvögel sind nach Scott-Elliot ausgezeichnete Bestäuber, da sie, ähnlich wie Bienen, bei den Blüthen einer Art verharren.

Nectarinia chalybea und bicollaris, Promerops caper sind bei Cape-Town die wichtigsten Arten; Promerops Gurneyi vertritt Pr. caper im östlichen Theile der Cap-Colonie und in Natal; Nectarinia famosa lebt vom December bis April in der Karoo, sonst in den Gebieten der Knysna und East-London.

Wie die Kolibris, zeigen auch die südafrikanischen Honigvögel Vorliebe für die rothe Blüthenfarbe, und zwar zeichnet eine bestimmte rothe Nuance, welche den Brustfedern verschiedener Arten dieser Vögel zukommt, verschiedene ornithophile Blüthen aus. Labiaten, Aloe-Arten, Irideen und Leguminosen nehmen diese sonst seltene Blüthenfarbe an, wenn sie sich der Bestäubung durch Honigvögel anpassen. Charakteristische Merkmale der ornithophilen Blüthen des Kaplandes sind ferner in vielen Fällen ein bürstenartiges vielgliedriges Androeceum und hervorragende Griffel. Aehnliches beobachtet man auch bei Kolibriblüthen, z. B. denjenigen der Marcgraviaceen und von Couroupita.

Zu den ornithophilen Blüthen gehören ferner viele Blüthen von Protea, deren grosse kopfige Blütenstände von steifen Bracteen umgeben sind, an deren Grund der Honig sich ansammelt; die Vögel sitzen auf dem Rand des Bechers und streifen die pollenbedeckten hervorragenden Griffel (Fig. 62). Auch viele Kap-Eriken sind an Vogelbestäubung angepasst, nicht minder manche Leguminosen, wie die Erythrina caffra, welche wohl keine anderen Besucher als Honigvögel besitzt. Die Banane ist in Natal, Ravenala madagascariensis in ihrem Heimathland vornehmlich, jedoch nicht ausschliesslich, ornithophil.

Der merkwürdigste unter den südafrikanischen ornithophilen Blüthenapparaten kommt der in unseren Gewächshäusern häufig cultivirten Strelitzia reginae (Fig. 63) zu. Die drei äusseren Perigonblätter sind

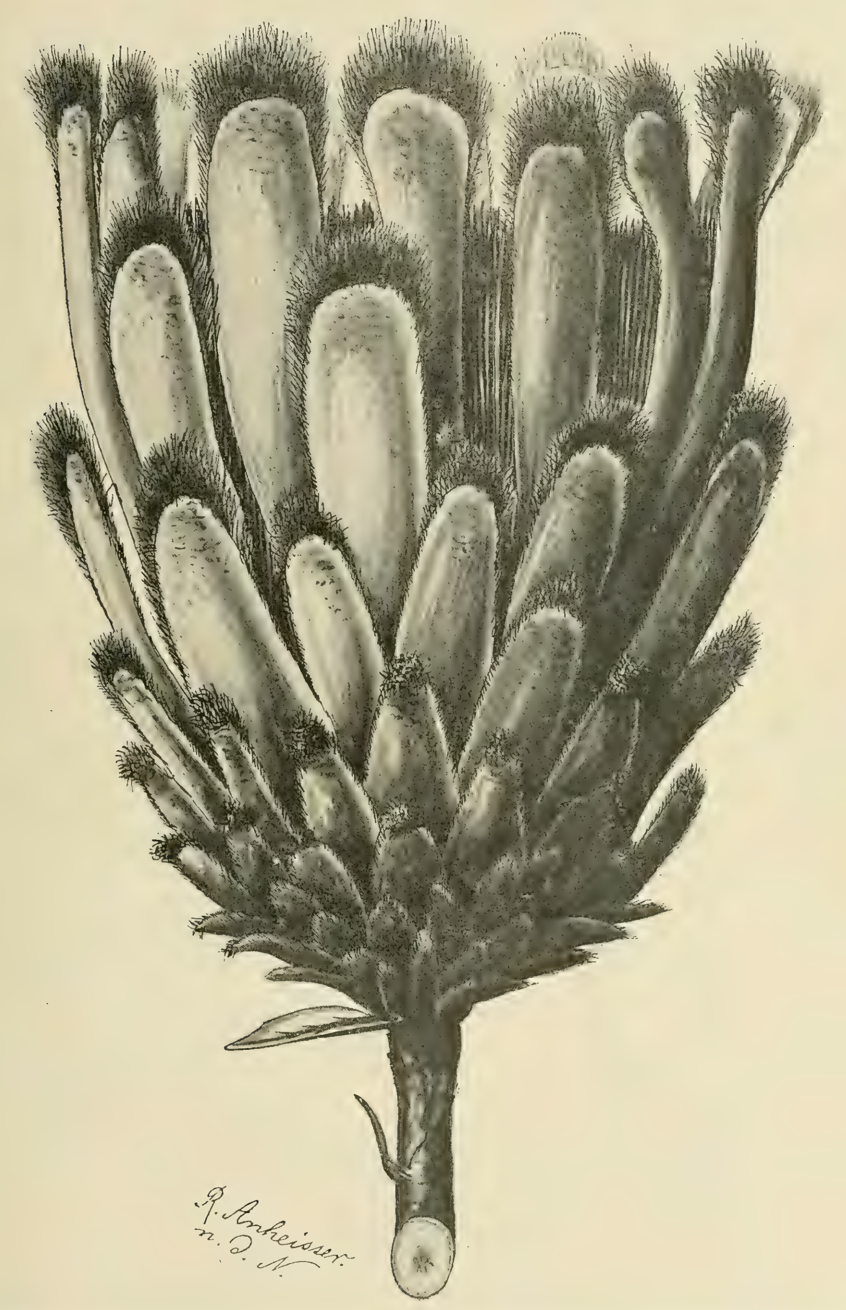


Fig. 62. Protea speciosa L. Blüthenköpfchen. Bestäubung durch Honigvögel. Nat. Grösse.

hier von lebhafter Orangenfarbe, von den drei innern ist das eine als grosses azurblaues pfeilförmiges Labellum ausgebildet, während die beiden anderen klein sind, und über dem Eingang zur Nektarhöhle eine

Wölbung bilden. Eine das Labellum der Länge nach durchziehende Rinne umschliesst die Staubgefässe und den Griffel, dessen Gipfel sammt der Narbe frei hervorragt. Der Vogel wandelt auf dem Rande des Labellum und saugt den unter der Wölbung befindlichen Nektar, dabei zuerst die Narbe, dann die Staubgefässe berührend. Die schönen Farben der Blüthe entsprechen vollständig denjenigen ihres Bestäubers, Nectarinia Afra.

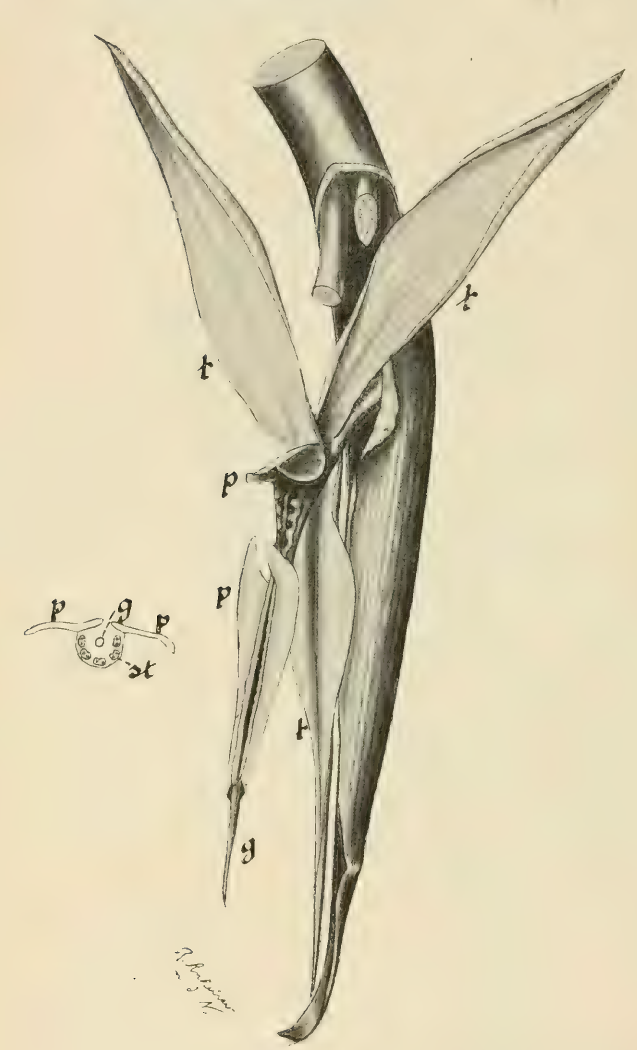


Fig. 63. Eine Kapländische Honigvogelblüthe, Strelitzia reginae. *t* Kelchblätter, *p* Blumenblätter, *g* Griffel und Narbe, *st* Staubgefässe. $^2/_3$ nat. Gr.

Auch in Neu-Seeland ist die Bestäubung von Blüthen durch Vögel beobachtet worden, so namentlich von Thomson bei Clianthus puniceus, Sophora tomentosa, Metrosideros lucida, Fuchsia excorticata, Loranthus Colensoi, Dracophyllum longifolium, Phormium tenax. Diese Blüthen sind zum Theile roth gefärbt.

Anpassung an andere Vogelgruppen ist nur für einen Fall nachgewiesen, nämlich für Feijoa Schenckiana, eine baumartige Myrtacee, welche Fritz Müller im Oberland von St. Catharina entdeckte und in seinen Garten zu Blumenau verpflanzte, wo ich sie zur Blüthezeit zu beobachten Gelegenheit hatte. Die Structur der Blüthe ist von Fritz Müller trefflich geschildert worden. Höchst eigenartig sind die vier schneeweissen Blumenblätter, welche eingerollt sind, so dass nur ein schmaler Spalt oberwärts oder etwas seitlich sichtbar bleibt. Diese Blumenblätter sind fleischig-saftig und von süssem Geschmack. Wie bei den meisten Vogelblüthen sind

auch die Staubgefässe schön roth, zahlreich, streifbürstenartig und von dem Griffel überragt. Der einzige mit Sicherheit nachgewiesene Bestäuber ist ein ziemlich grosser, schwarzer, leider nicht bestimmter Vogel, welcher die Blumenblätter gierig frisst.



Fig. 64. Feijoa Schenckiana. Eine ornithophile Myrtacee aus St. Catharina, Brasilien. Nat. Gr.

§ 2. **Entomophile Blüthen.** Die Anzahl der an Bestäubung durch Insekten angepassten Blüthen ist weit grösser als diejenige der ornithophilen, auch da wo ausgezeichnete Bestäuber unter den Vögeln vorkommen. Während aber Ornithophilie eine beschränkte Verbreitung zeigt, ist Entomophilie in allen Floren, bis zu den Grenzen der Phanerogamenvegetation überhaupt, nachgewiesen. Nur drei Abtheilungen von Insekten sind an der Bestäubung hervorragend thätig,

die Dipteren, Lepidopteren und Hymenopteren, während andere Insekten entweder keine oder doch nur eine nebensächliche Bedeutung besitzen und keine ihnen speciell angepasste Blüthenform hervorgerufen zu haben scheinen. Die drei wichtigsten Bestäubergruppen sind allerdings überall, wo es Blüthen giebt, vertreten und haben überall Anpassungen gezüchtet; ihre relative Menge ist aber oft sehr ungleich und dieser Unterschied wiederholt sich in der relativen Zahl der Dipteren-, Lepidopteren- und Hymenopteren-Blüthen. Ein Vergleich von kalten, temperirten und warmen Gebieten oder von Inseln mit Continenten ist in dieser Hinsicht oft sehr lehrreich.

Die hohen Regionen der Alpen sind wohl insektenärmer als die umgebenden Niederungen; doch werden, wie H. Müller zeigte, ihre Blüthen nicht minder häufig besucht als in der Ebene. Wichtiger als die Abnahme der Gesammtmenge der Insekten ist das ganz veränderte Zahlenverhältniss der einzelnen Gruppen. So nehmen, nach dem genannten Forscher, in vertikaler Richtung die Apiden rasch ab, mit Ausnahme der Hummeln. Eine beträchtliche Zunahme zeigen dagegen die Falter. Dementsprechend nehmen mit der Höhe die Bienenblüthen ab und die Falterblüthen zu. Letzteren kommen nach Löw in den Alpen 53, in der westfälischen Niederung dagegen nur 36 Arten zu.

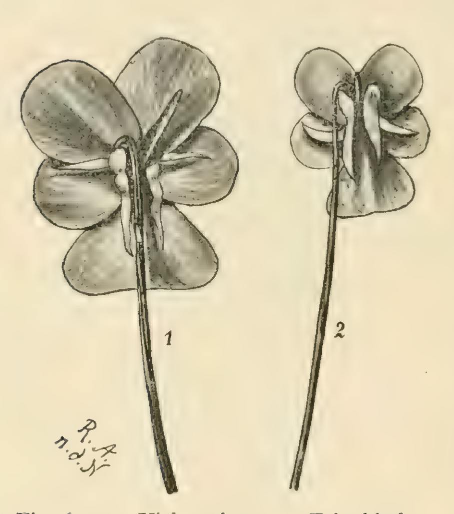


Fig. 65. *1* Viola calcarata. Falterblüthe, langgespornt. *2* Viola tricolor. Bienenblüthe, kurzgespornt. Nat. Gr.

Manche Gattungen sind in der Ebene durch Arten mit Apidenblüthen, in den Alpen aber durch solche mit Falterblüthen vertreten, z. B. Gentiana, Rhinanthus, Viola. Ein und dieselbe Art kann sogar entsprechende Variationen erfahren. Die Blüthen von Viola tricolor (Fig. 65, *2*) sind in der Ebene kurzgespornt, entsprechend der Kürze des Rüssels der Bienen, ihrer Bestäuber; die Var. alpestris ist langgespornt, entsprechend dem langen Falterrüssel. Die rein alpine Viola calcarata hat langgespornte Falterblüthen (Fig. 65, *1*). Primula farinosa hat, nach H. Müller, in der Ebene, wo ihre Bestäuber Bienen sind, einen bedeutend weiteren Blütheneingang als auf den alpinen Höhen, wo sie wesentlich nur durch Falter aufgesucht wird.

Die Pyrenäen sind ärmer an Schmetterlingen als die Alpen, dagegen reicher an Insekten, welche bestimmte Blüthenformen nicht ge-

züchtet haben; Falterblüthen treten dementsprechend stark zurück (Mac Leod). Das norwegische Hochland ist wegen der Kürze und nassen Witterung seines Sommers insektenarm; die Anpassungen an Fremdbestäubung haben dadurch eine beträchtliche Einschränkung erlitten.

Von den 76 alpinen und arktischen Arten des Dovrefjeld sind, nach einer Zusammenstellung Löw's, 2 anemophil (Oxyria digyna und Thalictrum alpinum), während die 74 entomophilen folgende Einrichtungen aufweisen: Stets oder meist verhinderte Selbstbestäubung haben 12 Arten = 16,2 %, Selbstbestäubung neben Fremdbestäubung zeigt sich bei 40 = 54 % und regelmässig oder leicht eintretende Selbstbestäubung bei 22 = 29,7 %.

Im Vergleich zu den Hochalpen zeigen die Hochgebirgspflanzen Norwegens eine deutliche Abnahme allogamer Blütheneinrichtungen (um ca. 10 %), sowie eine noch stärkere Zunahme von Autogamie (um ca. 15 %).

Die Verhältnisse der Bestäubung in hocharktischen Ländern wurden von Warming für Grönland näher untersucht. Insektenbesuche schienen in sehr geringer Anzahl stattzufinden. Dementsprechend sind Windblüthigkeit und Autogamie stark, Entomophilie schwach entwickelt. Manche sonst ausgesprochene Insektenblüthen zeigen grössere Neigung zur Selbstbestäubung, z. B. diejenigen von Mertensia maritima, deren Blüthen in Grönland kleiner sind als in Skandinavien, Azalea procumbens, Vaccinium vitis idaea var. pumila, Bartsia alpina, Thymus Serpyllum, Menyanthes trifoliata, Pirola grandiflora etc. Trotz der Insektenarmuth sind, im Gegensatz zu einer vielfach ausgesprochenen Ansicht, die Lockmittel nicht stärker ausgeprägt als beim Vorhandensein einer reichen Insektenfauna.

Die vegetative Vermehrung ist in Grönland stark entwickelt, namentlich bei Pflanzen mit verminderter oder erschwerter Selbstbestäubung: „Je mehr in dem insektenarmen Grönland eine Art entomophil ist, desto mehr passt sie sich der Vermehrung auf vegetativem Wege an, während die autogamen Pflanzen diese Art der Fortpflanzung entbehren können und thatsächlich auch entbehren“ (Warming).

Die Bedingungen der Bestäubung sind vielfach zur Erklärung der Eigenthümlichkeiten der Inselfloren herangezogen worden; namentlich hat Wallace versucht, die Anwesenheit oder das Fehlen bezw. die Seltenheit lebhaft gefärbter Blüthen auf Inseln mit der Fauna in Zusammenhang zu bringen. So sind auf den Inseln im östlichen Theile der Südsee, z. B. auf Tahiti, die Insekten, namentlich Lepidopteren und Bienen selten; diesem Umstande soll die Armuth der dortigen Flora an Insektenblüthen, namentlich an lebhaft gefärbten, und das Ueberhandnehmen der Farne zugeschrieben sein. Auf den westlichen Inseln, z. B. auf Fidji, sind die Schmetterlinge zahlreicher und haben eine grössere Anzahl schön gefärbter Blüthen gezüchtet. Die Pflanzen der

Galapagos haben so unscheinbare Blüthen, dass Darwin sich erst nach längerer Zeit überzeugen konnte, dass sie beinahe sämmtlich zur Zeit seines Aufenthalts blühten. In der That sind kleine Dipteren und Hymenopteren die einzigen Vertreter der Insektenwelt auf diesen Inseln.

Solche Versuche sind unzweifelhaft interessant und anregend; doch braucht kaum betont zu werden, dass die erwähnten Eigenthümlichkeiten nicht durch die Verhältnisse der Bestäubung allein, sondern nur unter Heranziehung historischer und klimatischer Momente erklärbar sind. Zudem beruhen Wallace's Anschauungen grösstentheils auf den lückenhaften Berichten und Sammlungen anderer, der Sache fernstehender Forscher und sind für mehrere besonders prägnante Fälle bereits widerlegt worden. So hatte Wallace der neuseeländischen Flora beinahe ausschliesslich unscheinbare, grünliche, geruchlose Blüthen zugeschrieben und das vermeintliche Fehlen lebhaft gefärbter oder duftender Blüthen mit der vermeintlichen Insektenarmuth in Zusammenhang gebracht. In Wirklichkeit jedoch sind weder schöne Blüthenfarben, noch Insekten mit ausgeprägtem Farben- und Geruchssinn auf Neuseeland so selten, als es Wallace annahm.

Von 433 neuseeländischen Blüthenpflanzen hat, nach G. M. Thomson, kaum die Hälfte (49 %) unscheinbare Blüthen und 22 % der Arten sind duftend. Auf Kreuzung durch Insekten sind über 23 % angewiesen, selbst fertil sind 48 %, anemophil 29 % Arten. Die wichtigsten Bestäuber sind hier Dipteren; die unscheinbaren Insektenblüthen werden von anderen Insekten kaum oder gar nicht besucht. Auch manche der zahlreichen Käfer (ca. 1300 Arten) nehmen an der Bestäubung theil. Unter den Schmetterlingen kommt den zahlreichen Noctuiden grössere Bedeutung zu, als den wenigen Tagfaltern (18 Arten). Von Bienen kommen nur 10 Arten vor. Endlich sind, wie bereits erwähnt, Vögel die hauptsächlichsten oder ausschliesslichen Bestäuber mancher grosser Blüthen. Was sich aus dieser Darstellung entnehmen lässt, ist nur, dass die relativ grosse Anzahl unscheinbarer Blüthen möglicherweise mit dem Vorwiegen der Dipteren zusammenhängt.

Während die meisten Inselfloren durch ihre Armuth an schön blühenden Pflanzen auffallen, ist der kleine Juan-Fernandez-Archipel im Gegentheil durch die Farbenpracht seiner Flora ausgezeichnet; manchmal sind die Blüthen einheimischer Arten sogar auffallender als diejenigen verwandter Arten des Continents. Nach Wallace hätten zwei endemische Kolibri-Arten die schönen Blüthenfarben gezüchtet. Johow, welcher die Oekologie der Juan-Fernandez-Vegetation an Ort und Stelle studieren konnte, hält allerdings die Bestäubung mancher Arten durch Kolibris für wohl möglich (Rhaphithamnus, Escallonia, Myrceugenia fernandeziana); er betont aber andererseits, dass die Insektenarmuth keineswegs so gross ist, als Wallace angenommen zu haben scheint. So sind verschiedene Lepidopteren ausserordentlich häufig und Dipteren

wurden von Johow auf den Blüthen von Dendroseris, Robinsonia, Eryngium bupleuroides etc. beobachtet. Die Ansicht Wallace's darf, obwohl allgemein adoptirt, bis zu ihrer Bestätigung an Ort und Stelle wissenschaftliche Berechtigung nicht beanspruchen.

Nur sorgfältige und lange fortgesetzte Beobachtungen werden die Bedeutung der Blüthenbestäubung für die Zusammensetzung und die Physiognomie der Inselflora aufklären können. Für einige Küsteninseln



Fig. 66. Angraecum eburneum Thou. am natürlichen Standorte. Seychellen. Rechts eine Zingiberacea. Nach einer Photographie von Herrn Dr. A. Brauer.

der Nordsee sind in neuester Zeit durch Behrens, Verhoeff, Alfken und Knuth Untersuchungen begonnen worden, aus welchen brauchbare Resultate hervorzugehen versprechen. Diese Inseln entbehren allerdings der einheimischen Elemente und sind überhaupt in vieler Hinsicht weniger interessant als die oceanischen Inseln; aber gerade ihre recente Bildung, die Nähe des Continents, der sicher nachweisbare Ursprung ihrer Flora und Fauna erscheinen geeignet, manche Unterschiede der insularen und continentalen Existenzbedingungen aufzuklären und die Deutung complicirter Verhältnisse auf oceanischen Inseln anzubahnen.

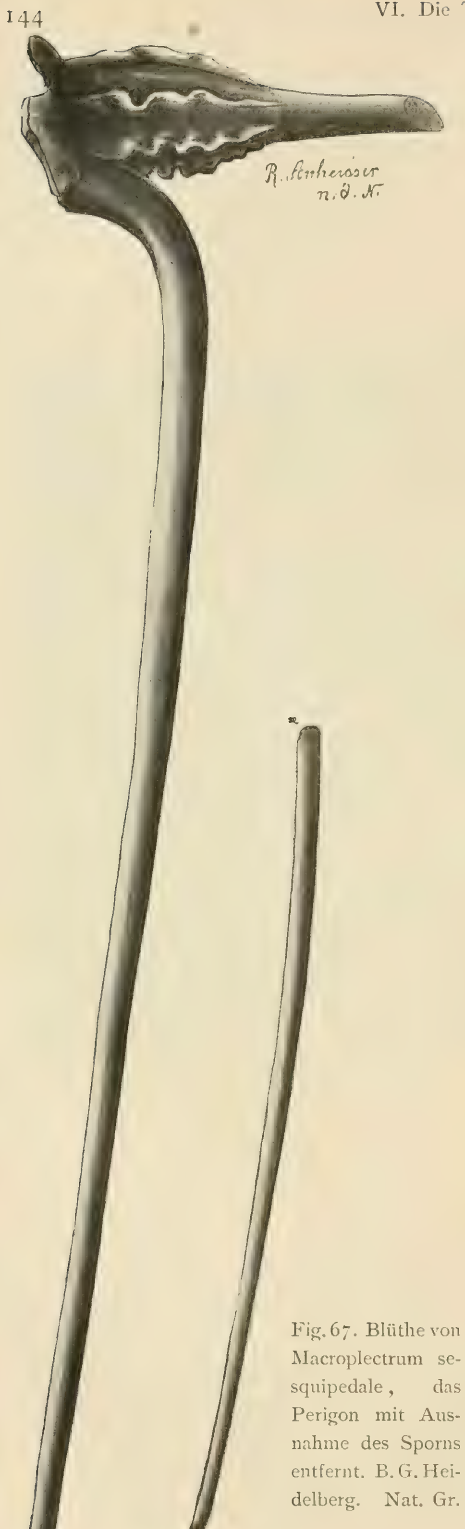


Fig. 67. Blüthe von Macroplectrum sesquipedale, das Perigon mit Ausnahme des Sporns entfernt. B. G. Heidelberg. Nat. Gr.

Wie auf den oceanischen Inseln ist auch auf den Küsteninseln der Reichthum an insektenblüthigen Arten geringer als auf dem Continent; die blosse Abtrennung von letzterem hat demnach das Verschwinden eines Theils dieser Arten zur Folge. Gleichzeitig ist auch eine Abnahme der Insekten bemerkbar. Beide Erscheinungen sind auf die Sturmwinde zurückzuführen, welche einerseits die Zahl der Insekten und der an dieselben gebundenen Pflanzenarten vermindern, während sie andererseits die Windblüthen begünstigen.[1])

Die bisherigen Untersuchungen über Blüthenbestäubung sind, mit wenigen Ausnahmen, nur in den temperirten Zonen angestellt worden. In den Tropen wurden bis jetzt nur wenige und vorwiegend fragmentarische Beobachtungen ausgeführt, obwohl viele tropische Blüthenformen an ganz bestimmte Bestäuber angepasst zu sein scheinen; es braucht in dieser Hinsicht nur an die Orchideen erinnert zu werden. Die Schönheit und der Duft vieler tropischer Schmetterlinge weisen auf einen entsprechend entwickelten Farben- und Geruchsinn hin und die grossen blauen Morphos Süd-Amerika's, die vogelähnlichen glänzenden Ornithopteren Malayens sind in ihren Heimathländern recht häufig. Aber noch andere Eigenthümlichkeiten mancher tropischer

[1]) Vgl. S. 88.



Fig. 68: Tropische langröhrige Nachtfalterblüthen (Rubiaceae). *1* Exostema floribundum (Sw.) Röm. et Schult. (Antillen). *2* Posoqueria hirsuta. *3* Oxyanthus hirsutus. Hort Bogor. Nat. Gr.

Schmetterlinge kommen hier in Betracht. So haben manche tropische Blüthen ungeheuer lange Röhren, in deren Grund der Nektar sich befindet (Fig, 66—68), der nur von Schwärmern mit entsprechend langem Rüssel ausgebeutet werden kann. Die längsten Gebilde dieser Art sind die spornähnlichen Aussackungen des Labellum von Macroplectrum sesquipedale Pfitzer, einer madagassischen Orchidee, welche 5 dcm lang werden (Fig. 67). Einige im botanischen Garten zu Buitenzorg cultivirte tropische Rubiaceen fielen mir durch die ungewöhnliche Länge ihrer Röhren auf (Fig. 68); Schwärmer mit hinreichend langem Rüssel, um

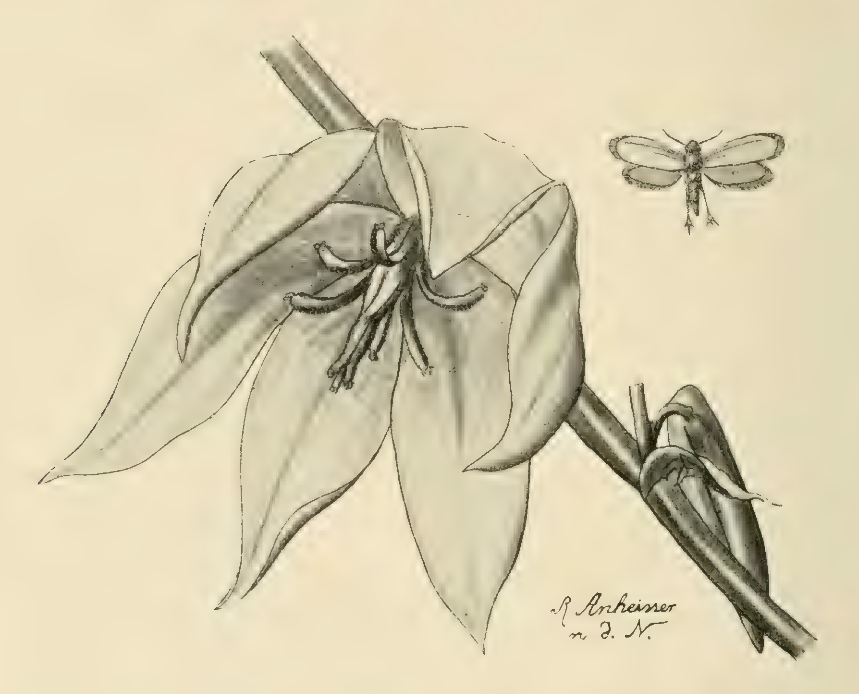


Fig. 69. Blüthe von Yucca filamentosa und (nach Kerner) die Motte. Nat. Gr.

den in deren Grund befindlichen Nektar zu saugen, kommen in Europa und wohl in der nördlichen temperirten Zone überhaupt nicht vor.

Macroplectrum sesquipedale dürfte zu denjenigen Arten gehören, deren sehr beschränkte geographische Verbreitung an diejenige einer sie bestäubenden Insektengattung oder -Art gebunden ist. Einen unzweifelhaften Fall letzterer Art stellen verschiedene Yucca-Arten Nord-Amerika's dar, welche ausschliesslich durch Motten der Gattung Pronuba bestäubt werden. So ist die in unseren Gärten häufig cultivirte, aber stets steril bleibende Yucca filamentosa für ihre Befruchtung von Pronuba yuccasella abhängig (Fig. 69). Da das Insekt für seine Vermehrung von der Yucca ebenso abhängig ist, so ist es schwer zu sagen,

welcher der beiden Organismen die geographische Verbreitung des anderen vorwiegend bestimmt (Fig. 69)

Der Vorgang der Bestäubung ist bei Yucca ein höchst eigenartiger. Die Motte legt ihre Eier in den Fruchtknoten, in welchem die Larven sich auf Kosten junger Samen entwickeln sollen. Um die Entwickelung der letzteren zu ermöglichen, vollzieht sie die Bestäubung, indem sie Pollen in die Narbe hineinschiebt. Da viele Samen und nur wenige Larven erzeugt werden, so haben beide Organismen gleichen Vortheil.

Andere Yucca-Arten werden durch andere Arten von Pronuba bestäubt, z. B. Yucca Whipplei in Kalifornien durch Pronuba maculata, Yucca brevifolia in der Mohawewüste durch Pronuba synthetica etc.

Die Abhängigkeit bestimmter Pflanzen von ihren Bestäubern zeigt sich in auffallender Weise auch beim rothen Klee, welcher, an Bestäubung durch Hummeln gebunden, in Neu-Seeland, wo solche Insekten fehlen, steril bleibt, so dass in neuester Zeit, bloss zu diesem Zwecke, Hummeln nach dort importiert worden sind. (Belt.)

Unzweifelhaft werden fernere Beobachtungen, namentlich in möglichst ursprünglich gebliebenen Gegenden, den Zusammenhang zwischen dem Vorkommen bestimmter Insektensippen und an dieselben speciell angepasster Blüthen in zahlreichen Fällen nachweisen. Interessant ist in dieser Hinsicht auch die von Ridley festgestellte Thatsache, dass die Bulbophyllum-Arten der Umgebung von Singapore an die Bestäubung durch eine bestimmte Fliege von sehr specialisirter Geschmacksrichtung angepasst sind; von nicht einheimischen Orchideen wurde nur Dendrobium superbum von dieser Fliege besucht.

2. Pflanzen und Ameisen.

Die Ameisen spielen in den temperirten Zonen eine unwesentliche, in den Tropen hingegen eine Hauptrolle im Haushalt der Natur. Sie sind die häufigsten und emsigsten Vertreter der tropischen Insektenwelt; überall sind sie vorhanden, im Beutesuchen unermüdlich, dabei meist ganz unerschrocken und zum Angriff stets bereit, wozu ihnen scharfe Gebisse oder Giftstacheln zur Verfügung stehen. Im östlichen Theile der Tropen sind sie für die Vegetation wenig schädlich, indem sie sich, ähnlich wie in den temperirten Ländern, vornehmlich mit abgestorbenen Pflanzenresten oder mit den süssen Ausscheidungen der an Laubblättern befindlichen Nektarien, auf welche zurückzukommen sein wird, begnügen. Im tropischen Amerika hingegen sind die sogenannten Blattschneider oder Schlepper, Ameisen der Gattung Atta, geradezu als die gefährlichsten Feinde der Vegetation zu bezeichnen.



Fig. 70. Schnitte an Cuphea-Blättern, in 5 bezw. 4 Minuten von Atta discigera ausgeführt. Nat. Gr. Nach Alf. Möller.



Fig. 71. Atta discigera, mit Schnittstücken an einer geplünderten Aipimpflanze herabsteigend. Nat. Gr. Nach Alf. Möller.

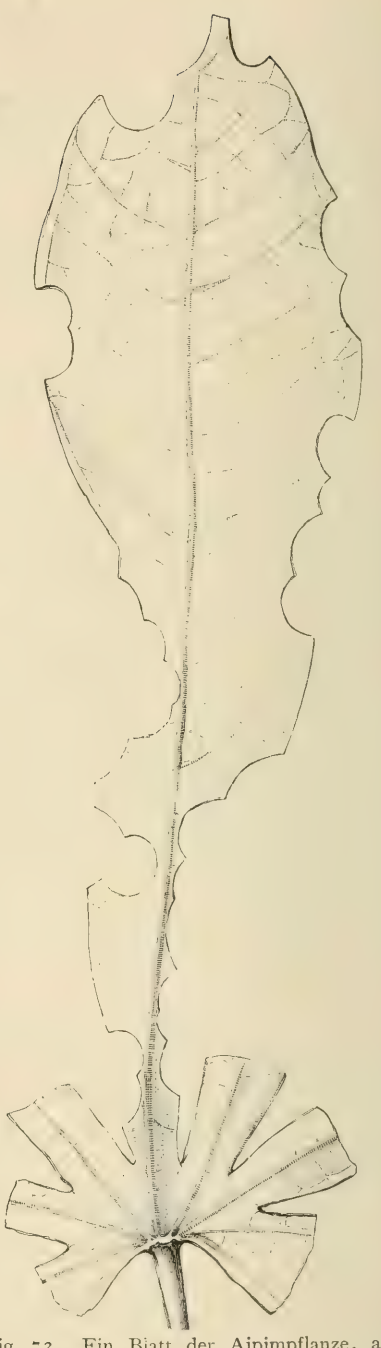


Fig. 72. Ein Blatt der Aipimpflanze, an welchem Atta discigera thätig war. Schliesslich wäre das ganze Blatt auf den gleichen Zustand, wie rechts unten an der Mittelrippe, reducirt worden. Nat. Gr. Nach Alf. Möller.

§ 1. **Die Ameisen als Pilzzüchter.** Die Raubzüge der Schleppameisen im tropischen Amerika sind jedem Reisenden wohl bekannt und häufig geschildert worden. Ein grüner Strom zieht quer durch den Waldpfad, — wandernde Blattstücke von Groschengrösse, jedes auf dem Kopf einer Ameise senkrecht stehend. Bei gewissen Arten begleiten grossköpfige unbeladene Soldaten den Zug. Letzterer kommt von einer Pflanze, auf welcher die keineswegs furchtsamen Thierchen bei ihrer Arbeit leicht beobachtet werden können. Ein Stück aus dem Blattrande wird mit den scheerenartigen Kinnbacken in wenigen Minuten herausgeschnitten (Fig. 70) und mit ruckartiger Bewegung auf den Kopf

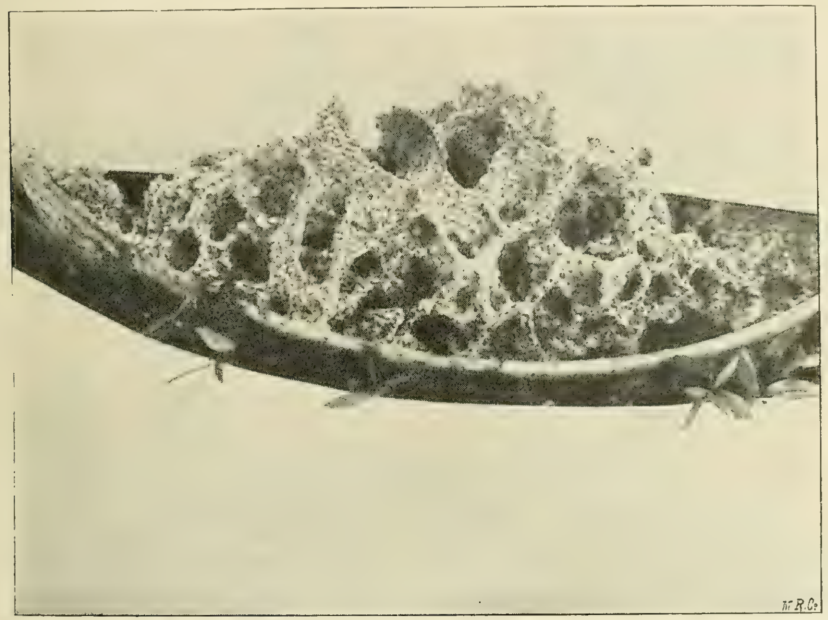


Fig. 73. In der Gefangenschaft innerhalb dreier Tage auf einem Teller erbauter Pilzgarten der Schlepperameise (Atta IV). Nat. Gr. Nach Alf. Möller.

gestellt. So beladen schliesst sich die Ameise der heimkehrenden Schaar an (Fig. 71).

Die heimgesuchte Pflanze wird manchmal, jedoch nicht immer, erst verlassen, nachdem sämmtliches Laub mit Ausnahme besonders harter Rippen und Stiele fortgeschleppt worden ist. Es ist merkwürdig, dass die Schlepper ihre Beute so häufig in grösserer Entfernung holen, obwohl ihnen zusagende Pflanzen in der Nähe sind; Belt fand sie manchmal eine halbe englische Meile weit von ihrem Neste beschäftigt. Wahrscheinlich hängt dieses damit zusammen, dass, wie Alf. Möller feststellte, die gleiche Pflanzenart abwechselnd verschmäht und aufgesucht wird, was nur dadurch erklärlich erscheint, dass es darauf ankommt, ein be-

stimmtes Gemisch herzustellen, bezw. in seinen unbrauchbar gewordenen Bestandtheilen zu erneuern. Nicht bloss Blätter, sondern auch Blüthen, Früchte und Samen, bezw. Theile solcher werden eingeheimst.

Die Schleppameisen verschwinden mit ihrer Beute in die Eingangsöffnungen ihrer Nester, welche entweder in einer flachen, natürlichen Höhlung, wie bei den besonders gut untersuchten Atta discigera und A. hystrix Südbrasiliens, liegt oder in festen Boden gegraben ist, wie bei Atta coronata und wahrscheinlich den meisten Arten. Was mit den in so grosser Menge eingeheimsten Blattstücken geschieht, ist bis vor Kurzem ein ungelöstes Räthsel geblieben. Bates liess dieselben zum Ueberziehen der Wände verwenden, Mac Cook glaubte an die Erzeugung einer Art Papier zu inneren Constructionen, Th. Belt aber sprach die abenteuerlichste Vermuthung aus, dass nämlich die Ameisen auf den faulenden Blattmassen Pilzzucht betreiben. Der geniale „Naturforscher in Nicaragua“ hatte, wie immer, das Richtige getroffen. Alf. Möller hat in einer Untersuchung, welche ein auf dem Gebiete der Oekologie seltenes Beispiel von mit Kritik verbundenem Scharfsinn darstellt, die Richtigkeit des stets bestrittenen oder bespöttelten Belt'schen Satzes:“ I believe . . . . that they are, in reality mushroom growers and eaters”[1]) endgültig nachgewiesen.

Die heimgebrachten Blattstücke dienen nur zum kleinen Theile zur Bedeckung der Nester. Die Hauptmasse wird von den Ameisen weiter zerschnitten und mit Füssen und Kinnbacken derart weich geknetet, dass nur noch wenige Zellen unversehrt bleiben. So zubereitet, werden die nun formlosen Klümpchen einer grobporigen schwammigen Masse hinzugefügt, welche das Innere des Netzes ausfüllt und den Pilzarten darstellt (Fig. 73).

Die Klümpchen, deren anfänglich grüne Farbe zunächst ins blauschwärzliche und schliesslich ins gelbbraune übergeht, sind von zarten Pilzfäden zusammengehalten und durchzogen. Bei genauerer Betrachtung entdeckt man ausserdem zahllose weisse Körperchen von höchstens $1/2$ mm. Grösse, die den Pilzfäden seitlich entspringen und von Möller Kohlrabihäufchen genannt werden (Fig. 74). Sie bestehen aus einer Gruppe kurzer Aeste mit knotenförmig oder kugelig erbreitertem Ende und sehr reichem Plasmagehalt. Die Kohlrabihäufchen bilden die wichtigste, wenn nicht die einzige Nahrung der Ameisen und stellen eine durch deren Züchtung entstandene Neubildung dar.

Die Kohlrabihäufchen treten an dem frischen Klümpchen bereits nach kurzer Zeit auf und verschwinden, wenn letztere eine braungelbe Färbung annehmen. Möller hat durch sinnreiche Versuche das ganze

[1]) „Ich glaube, dass sie in Wirklichkeit Pilzzüchter und Esser sind.“

Treiben der Ameisen in ihren Pilzgärten klargestellt und gezeigt, wie die kleinsten Arbeiterinnen alle fremden Organismen fernhalten, derart, dass die Klümpchen ohne weiteres zu Reinculturen verwendet werden konnten und wie dieselben durch fleissiges Abbeissen der Luftfäden das nachher zu schildernde „ins Kraut schiessen“ verhindern; er hat auch das Verzehren der Kohlrabihäufchen in zahlreichen Fällen direkt beobachtet und festgestellt, dass Fehlen derselben den Tod der Ameisen durch Verhungern herbeiführt.

Der Pilz verbleibt in der Regel auf dem eben geschilderten rein vegetativen Zustande. Nur ausnahmsweise und unter unbekannten Bedingungen entwickeln sich aus dem Mycel stattliche hutförmige Fruchtkörper von reinem Agaricineentypus und krönen den Gipfel des Ameisennestes, — eine um so mehr in die Augen fallende Erscheinung, als grosse Hutpilze im tropischen Regenwalde selten sind. Derartige Befunde haben es Möller möglich gemacht, die systematische Stellung des Pilzes vollkommen sicher zu ermitteln. Derselbe stellte sie als neue Art der Gattung Rozites dar, R. gongylophora Möll.

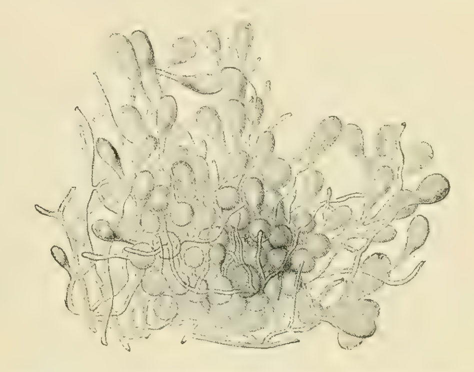


Fig. 74. Kohlrabihäufchen von Rozites gongylophora Möll., dem Pilze der südbrasilianischen Atta-Arten. Vergr. 150. Nach A. Möller.

Die vier bei Blumenau vorkommenden Atta-Arten cultiviren dieselbe Pilzart; hingegen ist dieselbe ausserhalb der Ameisennester nie gefunden worden. Es handelt sich demnach um einen hochentwickelten Fall der gegenseitigen Anpassung ungleicher Organismen.

Die Entfernung der Ameisen aus dem Pilzgarten hat nach wenigen Tagen das Auftreten eines sehr reichen Luftmycels zur Folge, an welchem zweierlei Conidien abgeschnürt werden. Das üppige Wachsthum bedingt nicht bloss rasche Erschöpfung des Substrats, sondern auch die Entleerung der Kohlrabihäufchen, bezw. das Ausbleiben der Bildung derselben.

Möller konnte durch Cultur in Nährlösung den Pilz zur Bildung von Kohlrabihäufchen veranlassen, welche mit denjenigen der Pilzgärten identisch waren und ebenso gerne wie diese von den Ameisen verzehrt wurden. Die eigenartigen Bildungen stellen demnach keineswegs Ameisengallen dar, sondern sind ein Produkt der Cultur, vergleichbar dem Kohlrabi. Der phylogenetische Ausgangspunkt ihrer Bildung ist in der Neigung des Pilzes zu suchen, allerlei Anschwellungen zu erzeugen.

Die Schlepper sind nicht die einzigen pilzzüchtenden Ameisen. Eine

der Töchter Fritz Müller's, Frau Brockes, hat dieselben Gewohnheiten bei einer zweiten Ameisengattung, Apterostigma, in der Umgebung von Blumenau entdeckt, und Alf. Möller hat die Pilzgärten dieser durch reiche Behaarung ausgezeichneten und daher Haarameisen genannten Thierchen näher untersucht. Die letzteren gehören zu vier verschiedenen Arten: Apt. Mölleri Forel, Apt. pilosum Mayr, Apt. Wasmanni Forel und einer noch unbenannten Art, Apt. IV. Sie leben in viel kleineren Gesellschaften als die Atta-Arten und bauen entsprechend kleinere Gärten, zu welchen sie vornehmlich das durch die Thätigkeit von Insektenlarven gebildete Holzmehl und die Excremente der letzteren verwenden.

Endlich lernte Möller auch die Höckerameisen, Arten der Gattung Cyphomyrmex (C. auritus Mayr und C. strigatus Mayr) als Pilzzüchter kennen. Ihre Pilzgärten sind denjenigen der Haarameisen ähnlich.

Die Pilze der Haarameisen und Höckerameisen sind unter sich sowohl als von dem Atta-Pilze spezifisch verschieden, dagegen züchten die verschiedenen Arten einer jeden Ameisengattung die gleiche Pilzart. Der Apterostigma- und der Cyphomyrmex-Pilz erzeugt, wie der Atta-Pilz, Kohlrabi, doch von etwas abweichender Struktur und bildet ebenfalls, nach Entfernung der Ameisen, ein üppig wucherndes, Conidien abschnürendes Luftmycel. Leider wurde die höchste Fruchtform nicht beobachtet, so dass die systematische Stellung der unzweifelhaft zu den Basidiomyceten und wahrscheinlich zu den Agaricinen gehörigen Pilze der Haar- und Höckerameisen noch nicht genau festgestellt ist.

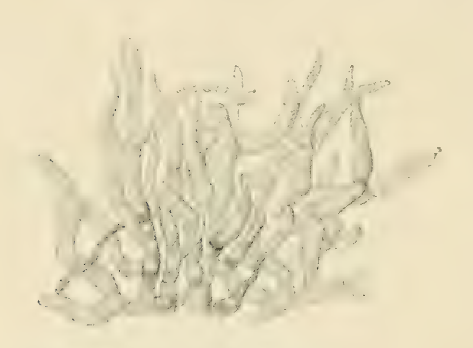


Fig. 75. Koklrabihäufchen des Pilzes einer südbrasilianischen Höckerameise, Cyphomyrmex strigatus. Vergr. 270. Nach Alf. Möller.

Die Kohlrabihäufchen der verschiedenen Ameisen-Arten sind in hohem Grade instructiv, indem sie auf ungleichen Stufen der Züchtung verbliebene Gebilde darstellen. Das vollkommenste Produkt haben die Atta-Arten erzielt (Fig. 74). Etwas weniger vollkommen sind die Kohlrabihäufchen von Apterostigma Wasmanni, indem die einzelnen Kohlrabiköpfe niemals die Gestalt von Kugeln, sondern diejenige angeschwollener Keulen besitzen und zu weniger bestimmten Häufchen gruppiert sind. Ausserdem wachsen sie, im Gegensatz zu denen des Atta-Pilzes, in Nährlösung regelmässig zu gewöhnlichen Fäden aus und bekunden dadurch, dass sie ihre Fadenform weniger eingebüsst haben. Noch auf etwas niedrigerer Stufe, trotz besser begrenzter Gesammtgestalt, finden wir die Kohlrabihäufchen des Cyphomyrmex strigatus (Fig. 75); die unvoll-

kommensten Bildungen zeigen sich aber in den Gärten von Cyphomyrmex auritus, Apterostigma pilosum, Apt. Mölleri, Apt. IV, wo die Anschwellungen noch keinen bestimmten Ort des Vorkommens am Faden und kein bestimmtes Maass ihrer Stärke aufweisen.

Ein so verheerender Factor, wie ihn die Schleppameisen im tropischen Amerika, namentlich am Aequator und nördlich desselben darstellen, kann nicht ohne Einfluss auf den Charakter der Vegetation geblieben sein. Das Schicksal der eingeführten Gewächse ist in dieser Hinsicht lehrreich. Manche derselben werden derartig bevorzugt, dass ihre Cultur da, wo Schlepper sehr häufig sind, ganz unmöglich ist, wie die Rosen, Orangen, Kaffee, Cichorien, Mango, Kohl; andere hingegen bleiben verhältnissmässig ganz verschont, wie Eucalyptus, die Ramiepflanze (Böhmeria), Gramineen, Heliotrop, Magnolien, Lorbeer, Cucurbitaceen, Wermuth, Rettig, Petersilie, Sellerie etc.[1])

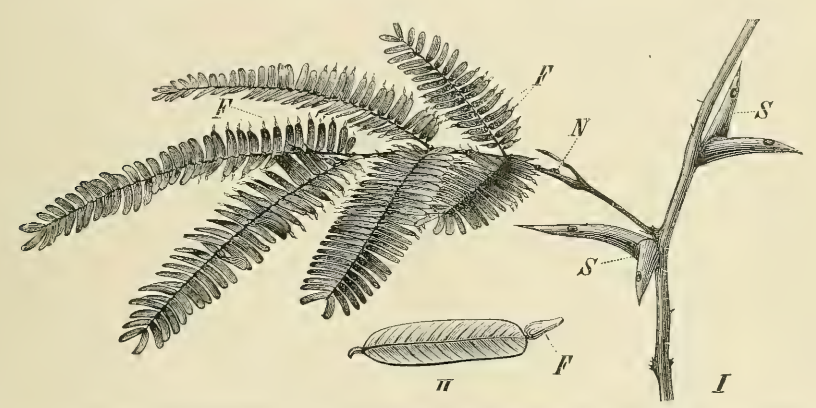


Fig. 76. Acacia sphaerocephala. *I* Stammstück mit Stacheln und einem Blatte, letzteres mit den Belt'schen Körperchen *F*. Auf dem Blattstiel bei *N* ein Nectarium. Verkleinert. *II* Einzelnes Blattfiederchen, etwas vergr. B. L.

Aehnliches ist von der tropisch-amerikanischen Vegetation vor dem Auftreten der Schlepper anzunehmen. Sie umfasste einerseits besonders häufig heimgesuchte, anderseits selten oder gar nicht berücksichtigte Arten. Die ersteren wurden, wenn sie nicht zu den am schnellsten wachsenden und häufigsten Arten gehörten, entweder vollständig vernichtet, oder sie persistierten nur in solchen Exemplaren, welche irgend einer Eigenschaft individuelle Immunität verdankten. Diese Eigenschaft wurde sodann im Kampfe gegen die Schlepper gezüchtet.

Die schützenden Eigenschaften dürften in manchen Fällen histologischer Natur sein, so bei faserreichen Gewächsen, wie Gramineen,

---

[1]) Möller l. c. S. 83. Diese Angaben gelten zunächst nur für Südbrasilien. Die Atta-Arten am Aequator mögen z. Th. andere Neigungen haben.

Palmen, Bromeliaceen, die zu den am seltensten oder gar nicht zerschnittenen Gewächsen gehören. Im anderen Falle handelt es sich wahrscheinlich um scharf schmeckende und riechende oder giftige Stoffe, oder um kautschukreichen, sehr zähen Milchsaft, welch letzterer jedoch nicht immer schützt (Manihot). Die Zahl der aromatischen Pflanzen ist sowohl unter den bevorzugten als unter den beinahe stets verschmähten relativ sehr gross, was darauf hinzuweisen scheint, dass bestimmte aetherische Oele die Schleppameisen anziehen, während andere dieselben abstossen. Solche Erscheinungen geben Winke bezüglich der Bahnen, welche die natürliche Zuchtwahl im Kampfe der Vegetation gegen die Schlepper befolgt haben muss.

Während die in der Pflanze selbst befindlichen Schutzmittel, welche bedingen, dass viele Arten ganz, andere mehr oder weniger von den Blattschneidern verschont werden, zur Zeit nur den Gegenstand von Hypothesen bilden können, ist für gewisse Arten der Nachweis geliefert worden, dass sie, um ihre Angreifer abzuwehren, ein symbiotisches Verhältniss mit bestimmten kampflustigen Ameisen eingegangen sind und dadurch einen nahezu vollkommenen Schutz erhalten haben.

§ 2. **Myrmecophilie.** Mit Anpassungen zum Anlocken von Ameisen versehene Gewächse werden myrmecophil genannt. Wie das Vorkommen solcher Vorrichtungen in den Tropen der alten Welt beweist, ist die Myrmecophilie auch gegen andere Feinde der Vegetation zur Ausbildung gelangt und zwar vornehmlich zum Schutze der Blüthen gegen Insektenfrass. Hingegen sind in der temperirten Zone, entsprechend der relativ geringen Häufigkeit der Ameisen, für die letzteren bestimmte Lockmittel nur bei wenigen Pflanzen als schwache Andeutung vorhanden. Die typische Myrmecophilie gehört zu den Eigenthümlichkeiten der tropischen Flora.

Als eigentlicher Entdecker der Myrmecophilie muss Th. Belt gelten, wenn auch Delpino auf Grund eines viel weniger beweisenden Materials ungefähr gleichzeitig und selbständig die gleiche Idee aussprach. Belt lernte in Nicaragua und am Amazonas mehrere Ameisenpflanzen kennen, in erster Linie jedoch beschäftigte ihn die Acacia cornigera, welche, nebst der sehr ähnlichen Ac. sphaerocephala seitdem mehrfach wieder untersucht, jetzt zu den best bekannten Beispielen für diese Gruppe von Erscheinungen gehört (Fig. 76). Beide Acacien und mit ihnen noch mehrere andere Arten besitzen grosse, hohle, relativ dünnwandige Stipulardornen, welche einer bestimmten Art bissiger Ameisen, die sich in der Nähe der Spitze eine Eingangsöffnung durchbohrt, als Wohnung dienen. An den Enden der Blättchen, meist aber nur in der oberen Hälfte des Blattes, befinden sich kleine ei- oder birnförmige Gebilde, welche von den Ameisen eifrig gesammelt und verzehrt werden. Diese nach ihrem Entdecker Belt'sche Körperchen

genannten Nahrungskörper sind morphologisch wohl als umgebildete Drüsen zu betrachten. Sie unterscheiden sich jedoch von allen bekannten Drüsen durch bestimmte Merkmale, welche, mit der in solchen Dingen überhaupt möglichen Gewissheit, als Anpassungen an die Ameisen betrachtet werden dürfen, nämlich durch bedeutendere Grösse, längere Dauer, Reichthum an Eiweissstoffen, leichtes Abfallen beim Berühren. Zudem ist eine secernirende Thätigkeit, wenigstens auf den späteren Stadien der Entwickelung nicht vorhanden. Besonders fällt aber der Umstand ins Gewicht, dass ganz ähnliche Körperchen bei der Moraceengattung Cecropia und der Acanthaceengattung Thunbergia ebenfalls im Zusammenhang mit Schutzameisen vorkommen. Derartiges ist bei anderen Pflanzen nie beobachtet worden. Ausserdem bietet ein an der Basis des Blattstiels befindliches Nektarium zuckerreiche Flüssigkeit.

Unter allen Ameisenpflanzen sind bisher keine so gründlich nach allen Beziehungen untersucht worden, wie einige Arten der Gattung Cecropia, namentlich die südbrasilianische C. adenopus.

Die Cecropien (trumpet trees, bois canot, pao de imbaúba) gehören zu den am meisten in die Augen fallenden Bäumen des tropischen Amerika. Sie sind weit verbreitet und überall häufig, in den Regenwäldern wie in den dünnen Waldstrichen der xerophilen Gebiete und in den jungen Wäldern (capoeiras der Brasilianer), welche, in regenreichen Gebieten, verlassenen cultivirten Boden bald bedecken oder zerstörten Urwald ersetzen. Ueberall erheben sich, kandelaberähnlich, ihre schlanken, von kurzen Stelzwurzeln getragenen Stämme, welche sich oberwärts in wenige, einfache oder nur wenig zertheilte Aeste spalten; die grossen, handförmig gelappten Blätter sind nur an den Astenden vorhanden.

Stets laufen einige emsige Ameisen auf Aesten und Blattstielen der Cecropia adenopus. Berührt man aber den Baum etwas unsanft, so stürzt aus winzigen Oeffnungen des Stammes und der Zweige ein Ameisenheer hervor und greift den Ruhestörer wüthend an. In St. Catharina ist es stets dieselbe Ameisen-Art, Azteca instabilis und dieselbe kommt anscheinend nur in den Cecropien vor. Sie gehört zu den kampflustigsten der mir bekannten Ameisen und zu denjenigen, deren Stich am empfindlichsten ist. Sie übertrifft in beiden Richtungen die Ameisen, welche ich als Bewohner anderer Pflanzen kennen lernte, namentlich auch, trotz der wohl übertriebenen Schilderungen der Reisenden, diejenigen der „lebenden Ameisennester“ des malayischen Archipels, Myrmecodia und Hydnophytum, die nachher geschildert werden sollen.

Die gefährlichsten Feinde des Imbaubabaums sind die Blattschneiderameisen, d. h. sie würden es sein, wenn sie nicht durch die

stammverwandte Schutzarmee ferngehalten werden würden. Sie haben für das Cecropialaub eine solche Vorliebe, dass Fritz Müller und ich bei Blumenau niemals einen der selten vorkommenden unbewohnten Bäume fanden, dessen Blätter nicht bis auf die Rippen zerschnitten worden wären, während kein Baum mit Schutzarmee die Spuren solcher Thätigkeit aufwies. Nur während der niedrigsten Wintertemperaturen ist der Baum dem Feinde preisgegeben, da die Schutzameisen gegen Kälte weit empfindlicher sind als die Schlepper.[1]) Andere Thiere werden, wie es scheint, nicht ferngehalten. Raupen kommen auf dem Baume vor, allerdings ohne grossen Schaden zu verrichten, und das Faulthier zeigt für denselben eine solche Vorliebe, dass es in Brasilien nach ihm (imbaúba) genannt wird. Keiner dieser Feinde kann sich aber an verheerender Thätigkeit mit den Schleppameisen messen.

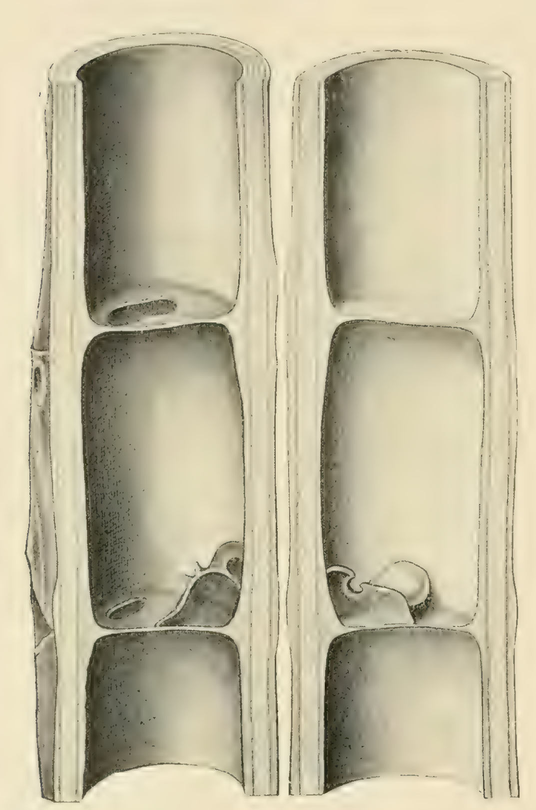


Fig. 77. Längsgespaltenes Stück eines jungen Stammes von Cecropia adenopus. Centrale Höhlung mit durch die Ameisen durchbohrten Querfächern und Ameisenbauten. Nat. Gr.

Die nähere Untersuchung lehrt, dass der Imbaubabaum seinen Gästen Wohnung und Nahrung bietet. Die Mitte des Stammes ist von einer quer gefächerten Höhlung durchzogen, welche sich von unten nach oben, entsprechend der Breitenzunahme des wachsenden Gipfels, trichterförmig erweitert, so dass die obersten Stammkammern viel geräumiger sind als die in unseren Abbildungen dargestellten. Die Höhlung, also der Wohnraum der Ameisen, stellt trotz seiner eminenten Brauchbarkeit, keine Anpassung an die Gäste dar; vielmehr zeigt sich die gleiche Erscheinung bei vielen anderen Gewächsen und ist auf das mechanische

[1]) Möller l. c. S. 82.

Bauprincip der Biegungsfestigkeit bei kleinstem Aufwand von Baumaterial zurückzuführen. Die Wohnung hat dem Zusammenleben präexistirt (Fig. 77).

Mit der Thüre verhält es sich anders. Hier zeigt sich eine unzweifelhafte Anpassung. Oberhalb einer jeden Blattinsertion läuft nahezu bis zum nächsten Knoten eine flache Rinne, deren Gipfel bei ameisenfreien Bäumen oder an jungen, noch nicht bewohnten Internodien eine rundliche Vertiefung zeigt (Fig. 78). Da der äusseren eine innere Vertiefung entspricht, so ist an dieser Stelle die Wand sehr dünn und stellt nur ein Diaphragma durch eine Röhre dar (Fig. 79). Das Diaphragma weicht in seiner histologischen Zusammensetzung wesentlich von den benachbarten Wandtheilen ab, denn es entbehrt der harten und zähen Elemente, wie Gefässbündel, Collenchym, verholztes Parenchym, die eine Hauptmasse der Gewebe an allen anderen Stellen bilden. Die Gefässbündel entstehen hinter der Rinne erst nachträglich; sie hören aber dicht unterhalb des Diaphragma auf. Das Diaphragma ist die vorgezeichnete Thüre; stets wird nur an dieser Stelle gebohrt.

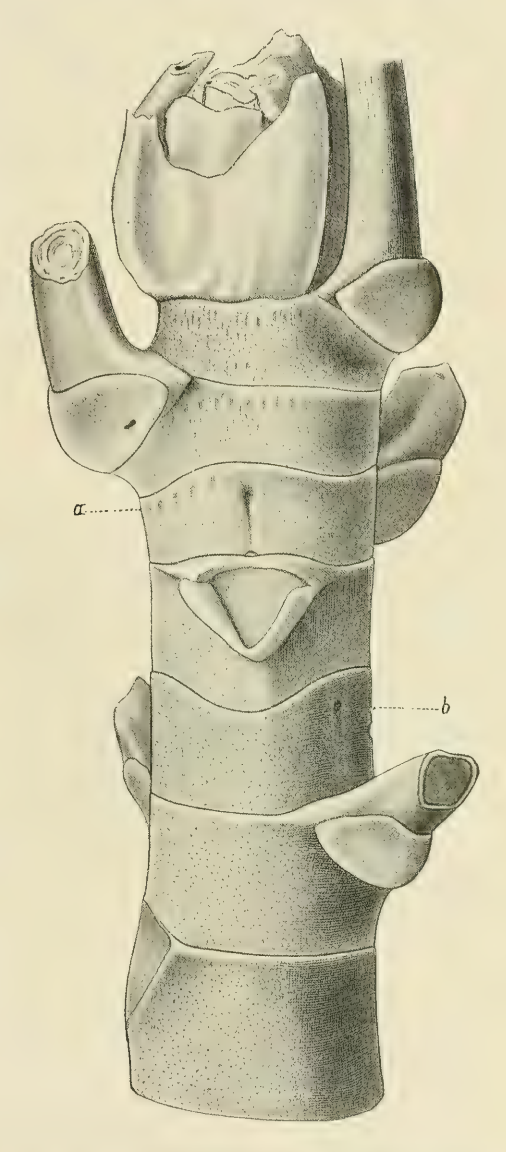


Fig. 78. Cecropia adenopus. Gipfel eines jungen Stammes. Am Internodium, *a* eine noch nicht durchbohrte Eingangszelle; in *b* ist dieselbe durchbohrt. Nat. Gr.

Die Untersuchung der Entwickelungsgeschichte zeigt, dass das erste Auftreten der Vertiefung auf den Druck der kleinen Axillarknospe zurückzuführen ist, welche auf unserem Bilde an der Basis des Internodium sichtbar ist (Fig. 78). Dieser Druck findet während des ganzen Längen-

wachsthums des letzteren statt und bedingt die Entstehung der Rinne. Die Gewebe hinter derselben werden denjenigen der nicht eingedrückten Theile gleich, mit Ausnahme des zuerst entstandenen Grübchens, das nach Aufhören des Drucks an Umfang zunimmt und gleichsam weiter modellirt wird.

Bei dem phylogenetischen Beginn des Zusammenlebens bohrten die Ameisen ihre Eingangsöffnung offenbar in der Rinne, weil die Wand dort etwas dünner war, und zwar, entsprechend einer mit inneren Einrichtungen zusammenhängenden Gewohnheit, die sich beinahe überall wiederzeigt, möglichst im oberen Teile ihrer Wohnung. Alle das Durchbohren dieser Stelle erleichternden Eigenschaften mussten im Kampfe ums Dasein erhalten und weiter gezüchtet werden.[1]) Sie führten

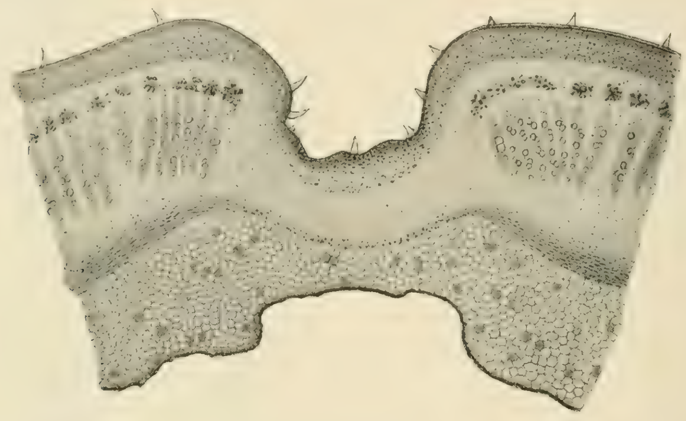


Fig. 79. Cecropia adenopus. Theil des Querschnitts einer Internodiumwand mit der verdünnten Stelle. Schwach vergr.

schliesslich zur Ausbildung des geschilderten dünnen und weichen Diaphragma.

Die Cecropia-Ameisen geben sich in ihren Wohnräumen mit Aphidenzucht ab und würden dieselben wenig verlassen und das Laub selten oder nicht aufsuchen, wenn dasselbe nicht eine fortwährende Besichtigung lohnte. Die Basis der Blattstiele ist nämlich an der Rückseite von einem braunsammetenen Haarüberzug bedeckt, auf welchem, bei unbewohnten Bäumen, eiähnliche, etwa *2* mm lange Körperchen von weisslicher Farbe ganz lose liegen (Fig. 80). Die Anwesenheit solcher Gebilde, die nach ihrem Entdecker, Fritz Müller, Müller'sche Körperchen genannt werden, ist ein sicheres Zeichen, dass der Baum un-

[1]) Ich habe auf den Bergen zwischen den Provinzen Rio und Minas eine Cecropia-Art beobachtet, welche auf tieferer Stufe der Anpassung verblieben zu sein scheint, unter anderen dadurch, dass die „Thüre" bei jungen Pflanzen fehlte. Doch blieben die Beobachtungen sehr fragmentarisch.

bewohnt ist; so sind sie in unseren Gewächshäusern stets sichtbar. Den bewohnten Bäumen fehlen sie an der Oberfläche der Polster gänzlich, indem sie fortwährend von den ewig nach ihnen fahndenden Ameisen, ähnlich wie bei Acacia cornigera, sofort eingeheimst und verzehrt werden. Die Müller'schen Körperchen bestehen wie die Belt'schen aus zartem, eiweiss- und fettreichem Parenchym.

Wie die Ameisenpilze und die genannten Acacien, stellt auch Cecropia den Ausnahmefall eines Preisgebens von Eiweissstoffen, sogar in relativ reichlicher Menge, seitens einer Pflanze dar, denn die Müller'schen Körper werden fortwährend und in reichlicher Menge erzeugt. Durchschneidet man den braunen Sammetüberzug (Fig. 81), so sieht man, zwischen den Haaren verborgen, zahlreiche dicht gedrängte Gebilde der geschilderten Art in den verschiedensten Stadien der Entwickelung. Zur vollen Grösse herangewachsen, lösen sie sich an der Basis ab und werden durch den Druck der seitlich auseinander gedrängten elastischen Haare nach der Oberfläche geschoben.

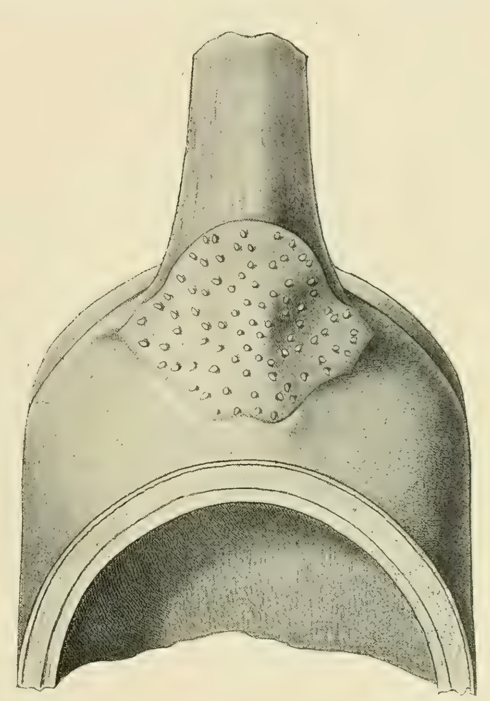


Fig. 80. Cecropia adenopus. Blattstielbasis mit Polster und Müller'schen Körperchen. Nat. Gr.

Die Entwickelungsgeschichte sowie die Anwesenheit einer Spaltöffnung am Gipfel zeigt, dass die Müller'schen Körperchen, ähnlich wie die Belt'schen als metamorphosirte Drüsen aufzufassen sind; Drüsenfunktion kommt ihnen jedoch, auch in den Anfangsstadien, gar nicht mehr zu. Während normale Blattdrüsen sonst nur an jungen Blättern vorhanden sind und alsbald absterben, werden die in Nahrungskörper für Ameisen umgewandelten Drüsen der Cecropia während der ganzen Lebensdauer des Blattes fortwährend neu gebildet und fortwährend, strotzend mit Eiweissstoffen, abgelöst.

Die Annahme, dass die Eingangsthüre und die Müller'schen Körperchen Anpassungen an Ameisen darstellen, wurde in überraschender Weise bestätigt durch die Entdeckung auf dem Corcovado bei Rio de Janeiro, einer

Cecropia-Art, welche sowohl der Ameisen als auch der vorgebildeten Eingangsthüre und der Müller'schen Körperchen entbehrt (Fig. 82). Auch hier drückt die junge Axillarknospe auf das Internodium und bedingt die Entstehung zunächst einer isodiametrischen Vertiefung, die sich später, dem Längenwachsthum entsprechend, zu einer Rinne fortsetzt. Aber die zuerst entstandene Vertiefung unterscheidet sich weder äusserlich, noch in der Beschaffenheit der hinter ihr befindlichen Gewebe, von der Rinne, deren oberstes Ende sie bildet.

Trotz dem Fehlen der Schutzarmee zeigte sich die ameisenfreie Cecropia ganz unverletzt, anscheinend weil der Wachsüberzug des Stammes das Hinaufklettern der Blattschneider verhindert. Es ist nämlich experimentell nachgewiesen, dass ein Wachsüberzug ein unüberwindliches Hinderniss darstellt.[1])

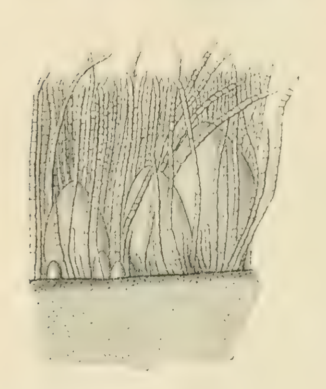


Fig. 81. Cecropia adenopus. Theil des Sammetüberzuges an der Blattstielbasis mit Müller'schen Körperchen in verschiedenen Entwickelungsstadien. Schwach vergr.

Cecropia adenopus, welcher sich wohl die Mehrzahl der anderen Arten der Gattung anschliesst, stellt eine höhere Stufe der Anpassung dar, als Acacia cornigera u. A. sphaerocephala, indem sie ausser den Nahrungskörperchen noch die vorgebildete Bohrstelle als Anpassung aufweisen kann. In letzterer Hinsicht schliesst sich das von Beccari auf Borneo entdeckte Clerodendron fistulosum den Cecropien an. Andere Arten sind hingegen noch einen Schritt weiter gelangt, indem es bei ihnen zur Bildung einer Oeffnung durch die Wand des hohlen Internodium gekommen ist. Die Ursachen, die zur Bildung einer Oeffnung führen, sind noch nicht aufgeklärt; es dürfte sich in gewissen Fällen um die Folgen einer Spannung, in anderen vielleicht um Absterben der Gewebe an einer circumscripten Stelle handeln.

Die Oeffnung ist bald schmal spaltenartig, so dass sie von den Ameisen erbreitert werden muss (Duroia hirsuta, nach Schumann), bald ist sie von Anfang an mehr rundlich, lochartig, so dass sie der späteren Verwendung vollkommen entspricht (Fig. 83, 1—3).

Das spontane Auftreten einer Oeffnung in der vorher intakten Wand hohler Internodien wurde zuerst von Bower für Humboldtia laurifolia, sodann von Schumann für mehrere Arten wahrscheinlich gemacht. Zu vollkommener Sicherheit darüber kam ich im botanischen Garten zu Buitenzorg, wo ich ganz ameisenfreie Exemplare von

[1]) Schimper l. c. S. 66.

Humboldtia laurifolia, Triplaris americana und der bisher als Ameisen pflanze noch nicht erkannten Ficus inaequalis[1]) mit einer wohl ausgebildeten Eingangsöffnung am oberen Ende der meisten oder aller Internodien beobachtete.

Von den drei letzterwähnten Fällen ist derjenige der im äquatorialen Südamerika verbreiteten Triplaris americana, und verwandter Arten derselben Gattung, der einfachste. Hohle Axen sind bei der Familie der Polygonaceen häufig; die Wohnung ist hier also ebensowenig als bei Cecropia eine Anpassung an die Ameisen. Dagegen dürfte die Eingangsöffnung mit Sicherheit als solche beansprucht werden. Nahrungskörperchen, denjenigen von Cecropia und Acacia cornigera vergleichbar, fehlen, dagegen sind extraflorale Nektarien an den Blättern vorhanden. Das Vorkommen der letzteren Bildungen, d. h. von Zucker secernirenden Drüsenorganen ausserhalb der Blüthen und ohne ökologischen Zusammenhang mit der Bestäubung, ist bei den von Ameisen bewohnten Pflanzen eine sehr häufige Erscheinung.

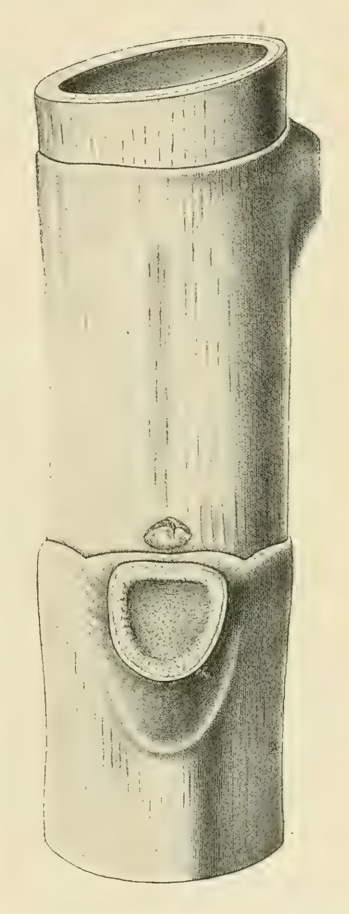


Fig. 82. Stammstück einer ameisenfreien Cecropia-Art des Berges Corcovado bei Rio de Janeiro. Nat. Gr.

Bei Ficus inaequalis, welcher sich eine Anzahl anderer nachgewiesenermaassen von Ameisen bewohnten Gewächse anschliesst (z. B. Duroia-Arten), ist nicht bloss die Oeffnung, sondern anscheinend auch der Hohlraum als Anpassung entstanden, denn der letztere ist nur an einem Theile der Internodien vorhanden und nimmt nur die obere Hälfte des betreffenden Internodiums ein, so dass das Princip der Biegungsfestigkeit auf ihn keine Anwendung mehr finden kann.

Ob Humboldtia laurifolia sich dem letzterwähnten oder dem Triplaris-Typus anschliesst, muss ich dahingestellt lassen. Hier sind an den Blättern und Nebenblättern zahlreiche schönrote Nektarien vorhanden. Cordia nodosa (Fig. 84), von welcher ich zahlreiche Exemplare bei Pernambuco wild wachsend beobachten konnte, gehört wiederum

[1]) Allerdings bleibt an natürlichem Standorte der Nachweis zu liefern, dass die Höhlungen von Ameisen bewohnt sind. Im botanischen Garten zu Singapore waren die meisten bewohnt.

einem anderen Typus an. Hier trägt das lange untere Internodium des in seinem oberen Teile straussartig gestauchten fertilen Sprosses, dicht unterhalb der Blätter und Inflorescenzen eine seitliche Blase, zu welcher zwischen den Blattstielaxen eine kleine vorgebildete Oeffnung führt. Ich fand die Blase stets von winzigen Ameisen bewohnt. Hier zeigt sich sehr deutlich die Beziehung der Wohnräume der Ameisen zu den Blüthen und ähnliches wiederholt sich in zahlreichen anderen Fällen,

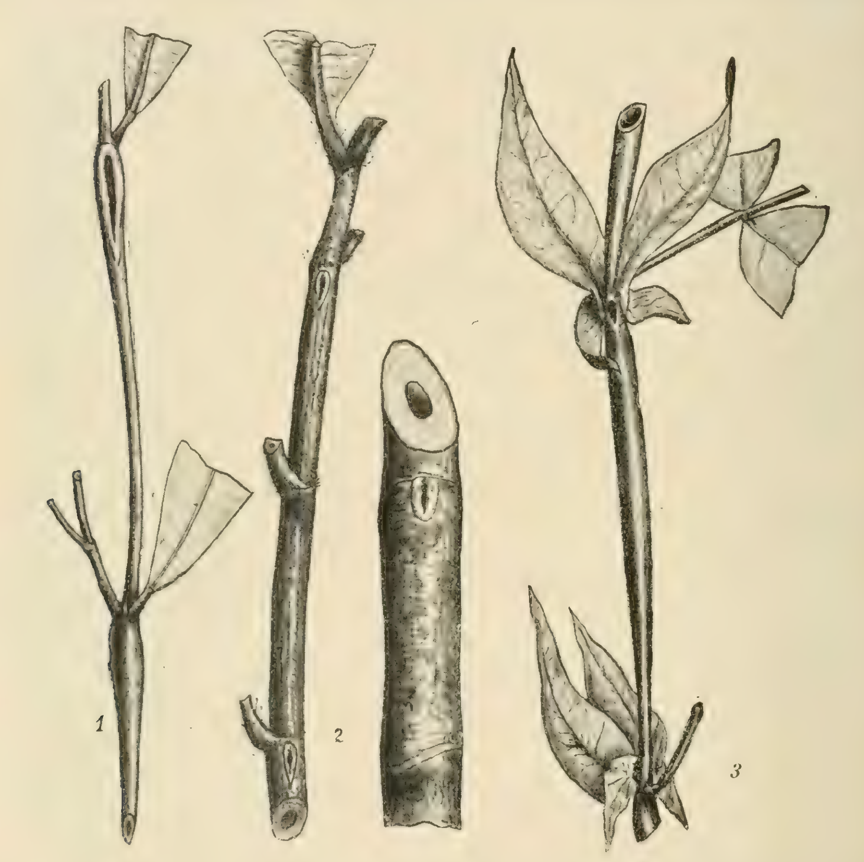


Fig. 83. Myrmecophilen. *1* Ficus inaequalis (Hort. Singapore). *2* Triplaris americana, l. jung. Hort. Bogor., r. T. Caracasana, alt: Caracas. *3* Humboldtia laurifolia. (Hort. Bogor.) Nat. Gr. R. Anheisser del.

z. B. bei der Lauracee Pleurothyrium macranthum, wo nur die Inflorescenzaxen hohl und von den Ameisen bewohnt sind.

Die berühmten Ameisenpflanzen des malayischen Archipels, Arten von Myrmecodia und Hydnophytum (Fig. 85 und 86), stellen einen von den vorigen ganz abweichenden Typus axialer Höhlungen dar. Es handelt sich hier nicht mehr um eine einzige centrale Höhlung in einem cylindrischen holzigen Internodium, sondern um zahlreiche

schwammartig communicirende Räume in einem saftigen Knollen, welcher wohl, da die betreffenden Pflanzen Epiphyten sind, in erster Linie als Wasserspeicher dient. Das Wasser befindet sich im Parenchym der mehr oder weniger dünnen Scheidewände; die Räume selbst sind lufthaltig und von Ameisen bewohnt. Ziemlich zahlreiche, aber sehr kleine Oeffnungen vermitteln den Verkehr nach aussen. Aus ihnen stürzen die Thierchen angriffbereit hervor, sobald der Knollen berührt wird. Ich habe Myrmecodia echinata und Hydnophytum montanum an verschiedenen Stellen auf Java wildwachsend beobachtet und die Knollen stets bewohnt gefunden. Der grösste von mir beobachtete Knollen ist Fig. 86 auf ein Drittel verkleinert, nach dem in Alkohol conservirten Exemplar abgebildet.



Fig. 84. Cordia nodosa. Scheinwirtel mit Blüthenstandstiel und Blase. $^1/_2$ nat. Gr.

In ausgezeichneter Weise wurde durch Treub Structur und Entwickelung der Knollen von Myrmecodia und Hydnophytum dargestellt. Er lieferte den Nachweis, dass die von Rumphius und späteren Beobachtern als eine Art Ameisengallen aufgefassten Bildungen, mit allen ihren Eigenthümlichkeiten ohne jede Mitwirkung der Ameisen zu Stande kommen. In Bezug auf die Function drückte sich Treub sehr vorsichtig aus; doch glaubt er nicht in den Knollen Anpassungen an Ameisen erblicken zu dürfen, sondern ist eher geneigt, den Nutzen der Innenräume mit der Durchlüftung in Beziehung zu bringen. Die Mehrzahl der Forscher, die sich mit den von Ameisen bewohnten Pflanzen beschäftigt haben und in bestimmten Fällen Gewissheit über Anpassungen an die letzteren erlangt haben, werden es vorziehen,

Myrmecodia und Hydnophytum zu den Myrmecophilen zu rechnen. Ein Beweis für diese Ansicht ist jedoch nicht geliefert worden.

Die als Ameisenwohnungen dienenden Phyllombildungen sind noch beträchtlich mannigfaltiger als die in solcher Weise benutzten Axentheile und zum Theil höchst eigenartig; dennoch handelt es sich in allen zu dieser Gruppe gehörigen Fällen höchstens um muthmassliche Myrmecophilie. Auch bei den sicher myrmecophilen Acacien sind nur

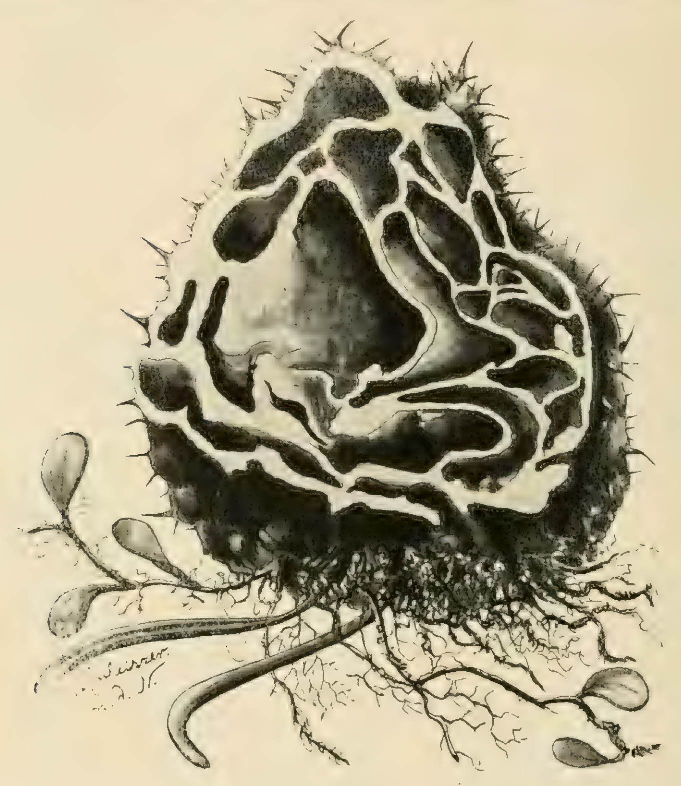


Fig. 85. Myrmecodia echinata. Knollen der Länge nach geschnitten, unterwärts mit epiphytischem Farn. West-Java. Nat. Gr.

die Nahrungskörperchen, nicht die hohlen Stipulardornen, als unzweifelhafte Anpassungen zu beanspruchen.

Bei manchen Pflanzen ist die Umgestaltung eines Blatts oder Blattstiels zu einem kammerförmigen, als Ameisengehäuse geeigneten und thatsächlich als solches dienenden Gebilde, nachweisbar auf ganz andere Factoren zurückzuführen, z. B. bei epiphytischen Farnen, Asclepiadaceen und Bromeliaceen, wo solche Kammern zur Aufspeicherung von Wasser und erdigen Stoffen dienen.

Eher dürfte man bei den in Fig. 87 und 88 abgebildeten Gewächsen, die ich im botanischen Garten zu Buitenzorg kennen lernte,

an Myrmecophilie denken. Bei Capura alata sind die grossen löffelförmigen Stipulae eines jeden Blattes derart gekrümmt, dass sie zu



Fig. 86. Hydnophytum montanum. Noesa Kambangan, Süd-Java. $^1/_3$ nat. Gr.

sammen einen kammerförmigen Raum umschliessen, dessen Randlücke die Ameisen, bis auf eine Eingangsöffnung, durch eine Art Spinngewebe

verschliessen. Ich fand die Kammern beinahe stets von Ameisen bewohnt. Noch eigenartiger und der morphologischen Untersuchung bedürftig erwiesen sich die Verhältnisse bei einem als Actinodaphne sp. bezeichneten, vom Salak herrührenden Baum, wo als Schlussgebilde sämmtlicher Zweige, oberhalb der winzigen Endknospe, ein Quirl kleiner Niederblätter durch Krümmung nach innen, eine geräumige Kammer umschliesst. Die hier als Niederblätter bezeichneten Phyllome unterscheiden sich von den Laubblättern durch viel geringere Grösse, Fehlen des Stiels und abweichende Gestalt. Stets fand ich die Kammern von Ameisen bewohnt, welche einer auch sonst im Garten massenhaft auftretenden Art zu gehören schienen. Dass so geeignete Bildungen von Ameisen bewohnt werden, ist kein Wunder; weit merkwürdiger erscheint es, dass die mit Eingangsöffnung versehenen hohlen Stengel von Triplaris und Humboldtia im Garten zu Buitenzorg, wenigstens soweit meine Beobachtungen reichen, ameisenfrei bleiben.



Fig. 87. Capura alata. Myrmecophil. (Hort. Bogor.) Nat. Gr.

Weiter noch gehen die Abweichungen von der gewöhnlichen Blattstructur bei tropisch-amerikanischen Melastomaceen aus den Gattungen Tococa, Maieta, Calophysca, Myrmedone und Microphysca, sowie nach Schumann, bei den Rubiaceen Remijia physophora und Duroia saccifera und der tropisch-afrikanischen Sterculiacee Cola Marsupium.[1]) Hier befinden sich an der Basis der Blattspreite, beiderseits des Hauptnerven oder auch am Stiele, zwei mit je einer Oeffnung versehene Aussackungen (Fig. 89), welche bei den Melastomaceen an der Blattunterseite gelegen und als umgestaltete Domatien zu betrachten sind, während sie bei Duroia der Oberseite gehören und morphologische Neubildungen darstellen.

Alle die eben erwähnten Gewächse und noch andere von Ameisen bewohnte Pflanzen sind, wie zuerst Schumann betonte, mit einer reichlichen braunrothen Behaarung versehen, welche in irgend einer Weise zu der Symbiose in Beziehung zu stehen scheint.

[1]) Vgl. über alle diese Pflanzen namentlich Schumann I.

Die meisten der mit Ameisenwohnungen versehenen Pflanzen bieten ihren Schutzthieren gleichzeitig Nährstoffe, gewöhnlich eine zuckerreiche Flüssigkeit in extrafloralen Nektarien. Eine sehr grosse Anzahl Pflanzenarten, namentlich in den Tropen[1]) sind im Besitze solcher Nektarien, ohne gleichzeitig den Ameisen Wohnungen zu bieten. Nichtsdestoweniger erblicken einige Forscher, namentlich Delpino, in allen derartigen Bildungen Lockmittel für Schutzameisen, eine Ansicht, welche in dieser Allgemeinheit und bei der Spärlichkeit der Beobachtungen über den durch Nektarien erzielten Ameisenschutz, sicher unhaltbar ist. Dass letzterer in gewissen Fällen verliehen wird, ist allerdings nachgewiesen. So konnte ich bei Blumenau in Süd-Brasilien be-

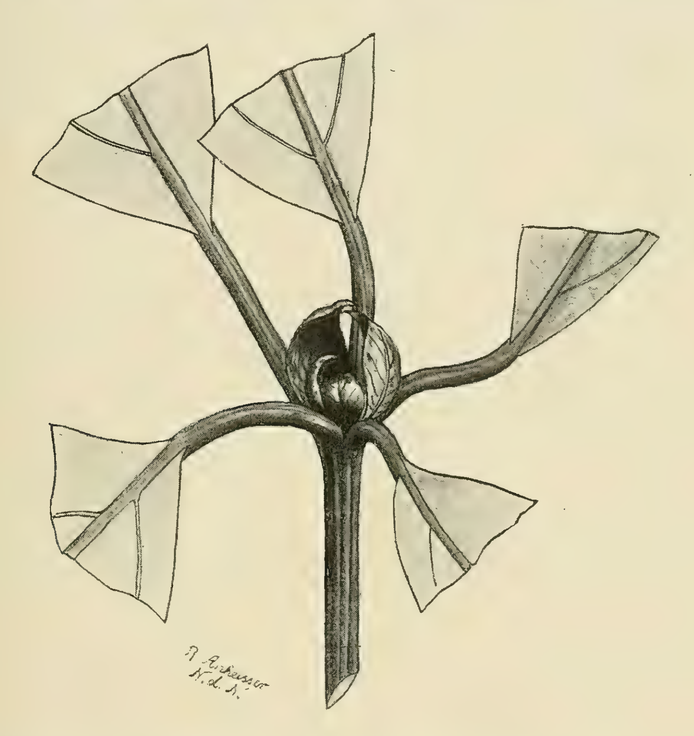


Fig. 88. Actinodaphne sp. (Salak.) (Hort. Bogor.) Nat. Gr.

obachten, wie Ameisen, die dort ungemein häufige Cassia neglecta aufsuchten, um die durch Nektarien an der Basis der Blattstiele ausgeschiedene süsse Flüssigkeit aufzusaugen, und die zur Plünderung kommenden Blattschneiderameisen in die Flucht schlugen, [2]) während sie einen gewöhnlich anwesenden Käfer unbelästigt liessen. Ebenso konnten R. von Wettstein bei Jurinea mollis und Burck bei verschiedenen Pflanzen des botanischen Gartens zu Buitenzorg experimentell feststellen, dass durch die Ameisen unberufene Besucher von den Blüthen ferngehalten werden. Andererseits ist es mir bei

[1]) Ausführliche Verzeichnisse bei Delpino.

[2]) Schimper l. c. S. 68 u. f. Fig. 9, Taf. III.

einigen mit extrafloralen Nektarien versehenen Pflanzenarten nicht gelungen, Ameisenbesuch zu konstatiren.

Die wahrscheinlichste Ansicht dürfte zur Zeit die sein, dass die extrafloralen Nektarien eine von den Ameisen unabhängige, noch unbekannte Function, die irgendwie mit einem warmen Klima zusammenhängt, zu verrichten haben und erst secundär zu myrmecophilen Organen geworden sind, in ähnlicher Weise wie die Belt'schen und Müller'schen Körperchen sowie die ebenfalls eiweissreichen Gebilde, welche Burck bei Thunbergia entdeckt hat.

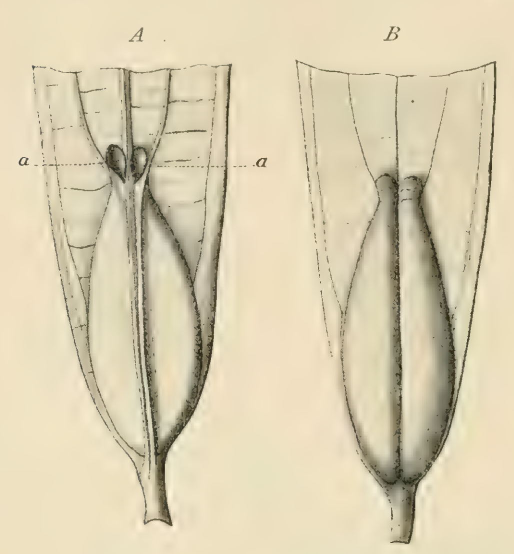


Fig. 89. Tococa lancifolia. Blattbasis mit Schläuchen. *A* von unten gesehen, die Eingänge (a) zeigend. *B* von oben. Nat. Gr. Nach K. Schumann.

Die als Lockmittel für Ameisen gezüchteten und entsprechend umgestalteten extrafloralen Nektarien wird man in erster Linie unter den durch Grösse, auffallende Färbung, reichliche Ausscheidung, Anhäufung in der Nähe der Blüthen, namentlich aber fleissigen Ameisenbesuch ausgezeichneten derartigen Gebilden vermuthen dürfen; jedoch wird nur der Nachweis, dass die Ameisen der Pflanze einen wesentlichen Schutz gewähren, der Hypothese einen festen Grund verschaffen. Andererseits wird es hoffentlich gelingen aufzufinden, welche ursprüngliche Bedeutung den Nektarien zukam und in vielen Fällen wohl noch ausschließlich zukommt. Dass es sich dabei um eine sehr wesentliche Funktion nicht handeln kann, zeigten Versuche mit Pflanzen von Cassia neglecta, die ich sämmtlicher Nektarien beraubte, ohne dadurch irgend welche Störung zu veranlassen. Die Wunden vernarbten schnell und schieden keinen Zucker aus, so dass die betreffende Funktion als vollkommen unterdrückt betrachtet werden durfte. Leider fehlte es an Zeit um festzustellen ob die nektarfrei gewordenen und nicht mehr von Schutzameisen besuchten Pflanzen den Blattschneidern zum Opfer fielen.

Auswahl der Literatur.

1. Geographische Verbreitung der Bestäubungsvorrichtungen.

Belt, Th. I. The naturalist in Nicaragua. 1874. 2d edition. London. 1888.

— II. Bees and clove. Nature. 1876.

Briquet, J. Etudes de biologie florale. Bullet. du laborat. de bot. générale de l'univ. de Genève. Vol. I. 1896—1897.

Delpino. Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. Atti d. Soc. Italiana di Milano. Vol. XI—XIII. 1868.

A. E. Eaton. First report of the naturalist attached to the Transit-of-Venus expedition to Kerguelen's Island. Proceedings of the royal society. Vol. 23. 1876.

Ekstam, O. Zur Kenntniss der Blüthenbestäubung auf Novaja Semlja. Oefvers. Svensk. Vetensk. Acad. Förhandl. 1894. (Nur in Ref. zugänglich.)

Galpin, E. E. The fertilisation of flowers by birds. Gardeners Chronicle. Vol. IX. 3. ser. 1891.

Johow, Fr. Estudios sobre la flora de las islas de Juan Fernandez. Santiago de Chile. 1896. (Bestäubung S. 255.)

Knuth, P. I. Blumen und Insekten auf den nordfriesischen Inseln. Kiel und Leipzig. 1894.

— II. Neue Beobachtungen über fledermausblüthige Pflanzen. Bot. Centralbl. Bd. 72. 1897.

Lindman, C. A. M. Blüthen und Bestäubungseinrichtungen im skandinavischen Hochgebirge. Bot. Centralbl. Bd. 30. 1887.

Loew, E. Blüthenbiologische Floristik. Stuttgart 1894.

Ludwig, F. Zur Biologie der phanerogamischen Süsswasserflora in: Zacharias, O. Die Thier- und Pflanzenwelt des Süsswassers. Leipzig 1891. Bd. II.

Mac Leod, J. Pyreneenbloemen en hare bevruchting door insecten; eene bijdrage tot de bloemengeographie. Dodonaea. Bd. III. 1891.

Moseley. Further notes on the plants of Kerguelen, with some remarks on the insects. Journ. of the Linnean Society. Vol. 15. 1876.

Müller, Fr. Botanische Notizen aus einem Briefe Fritz Müller's. Mitgetheilt von Hildebrand. Botanische Zeitung 1870.

— Feijoa. Ein Baum, der Vögeln seine Blumenblätter als Lockspeise bietet. Kosmos I.

Müller, H. I. Ueber die Bestäubung der Primula farinosa. Verhandl. des botan. Vereins der Provinz Brandenburg. Bd. XX. 1878.

— II. Alpenblumen. Ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben. Leipzig 1881.

Ridley, N. N. On the method of fertilization in Bulbophyllum macranthum and allied Orchids. Annals of botany. Vol. IV. 1889—1891.

Riley, C. V. The Yucca moth and Yucca pollination in: 3[d] Ann. rep. Missouri Bot. Gard. for 1891. St. Louis 1892. (Nur in Ref. zugänglich.)

Scott-Elliot, G. F. I. Ornithophilous flowers in South Afrika. Annals of botany. Vol. 4. 1889—1891.

— II. Notes on the fertilisation of south african and Madagascar flowering plants. Annals of botany. Vol. V. 1890—1891.

Thomson, G. M. Fertilization of New Zealand flowering plants. Transactions and proceedings of the New Zealand Institute. Vol. VIII. 1880.

Verhoeff, C. Blumen und Insekten der Insel Norderney und ihre Wechselbeziehungen etc. Nova Act. Acad. Leop. Carol. Bd. LXI. 1893.

Wallace, A. R. On the peculiar relations of plants as exhibited in islands. Nature 1876.

— Die Tropenwelt nebst Abhandlungen verwandten Inhalts. Deutsche Ausgabe. Braunschweig 1879. (Insulare Pflanzen und Insektenarten. S. 281.)

— Island life. 2[d] edition. London 1892.

Warming, E. Om Grönlands Vegetation. Meddelelser om Grönland. Kjöbenhavn 1888.

2. Pflanzen und Ameisen.

Beccari, O. Piante ospitatrici ossia piante formicarie della Malesia e della Papuasia. Malesia. Bd. II.

Belt, Th. The naturalist in Nicaragua. London 1874. 2[d] edit. 1888.

Burck. Beitr. z. Kenntniss d. myrmecoph. Pflanzen etc. Ann. du jardin de Buitenzorg. T. X.

Darwin, Fr. On the glandular bodies of Acacia sphaerocephala and Cecropia peltata serving as food for ants with an appendix on the nectar-glands of the common brake fern, Pteris aquilina. Linnean society's Journal. Botany. Vol. XV.

Delpino, F. I. Rapporti tra insetti e tra nectarii estranuziali in alcune plante. Bulletino entomoligico. Anno VI.

— II. Weitere Bemerkungen über myrmecophile Pflanzen. Monatl. Mittheil. aus dem Gesammtgeb. der Naturw. etc., herausgegeben von E. Huth. 5. Jahrg. 1887.

— III. Funzione mirmecofila nel regno vegetale. Prodromo d'una monografia delle piante formicarie. Parte prima. Bologna 1886.

Forbes, E. Wanderungen eines Naturforschers im malayischen Archipel. Jena 1886.

Goebel, K. Morphologische und biologische Studien. Ann. du jardin de Buitenzorg. Tome VII.

Huth, E. I. Ameisen als Pflanzenschutz. Verzeichniss der bisher bekannten myrmecophilen Pflanzen. Berlin 1886.

— II. Myrmecophile und myrmecophobe Pflanzen. Berlin 1887.

Lundström, A. N. Die Anpassungen der Pflanzen an die Thiere. Upsala 1887.

Möller, Alf. Die Pilzgärten einiger südbrasilianischer Ameisen. Botan. Mittheil. aus den Tropen. Heft 6.

Müller, Fritz. Die Imbauba und ihre Beschützer. Kosmos. Bd. 8. 1880.

Rumphius, Amboin'sche Kruidboek. 6[e] deel. 1750.

Schimper, A. F. W. Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika. Botan. Mittheil. a. d. Tropen. Heft 1. 1888.

Schumann, K. I. Einige neue Ameisenpflanzen. Pringsheim's Jahrb. für wiss. Botanik. Bd. XIX. 1888.

— II. Einige weitere Ameisenpflanzen. Abhandl. des Botan. Vereins der Prov. Brandenburg. Bd. XXXI.

— III. Rubiaceae in: Engler, Natürl. Pflanzenfam. IV. 4.

— IV. Ueber afrikanische Ameisenpflanzen. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch. Bd. IX. 1891.

Treub, M. I. Sur le Myrmecodia echinata Gaudich. Ann. du jardin de Buitenzorg. Bd. III.

— II. Nouvelles rech. sur le Myrmecodia de Java. Ibid. Bd. VII. 1888.

Wallace, A. R. Die Tropenwelt nebst Abhandlungen verwandten Inhalts. Uebers. v. D. Brauns. 1879.

Warburg, O. Ueber Ameisenpflanzen (Myrmecophyten). Biologisches Centralblatt. Bd. XII. 1892.

Wettstein, R. v. Sitzb. d. Wien. Akad. Bd. XCVII. 1 A. 1888.

ZWEITER THEIL.

FORMATIONEN
UND
GENOSSENSCHAFTEN.

I. Die Formationen.

1. Klimatische und edaphische Faktoren. Allgemeiner Vegetationstypus durch die Hydrometeore, allgemeiner Florentypus hauptsächlich durch die Wärme bedingt, feine Gliederung durch edaphische Einflüsse. Die Formationen. Haupt- und Nebenbestandtheile. Unterscheidung klimatischer und edaphischer Formationen. — **2. Die klimatischen Formationen.** § 1. Eintheilung. Charakteristik des Gehölzes und der Grasflur. Ihr Kampf. Invasion malayischer Waldgebiete durch die Alangsteppe. Verkümmerung von Gehölz und Grasflur zur Wüste führend. Charakteristik der Wüste. — § 2. Das Gehölzklima. Klimatische Existenzbedingungen der Bäume. Hygrophile und xerophile Bäume. Die Baumgrenze. Das Niederholz. Charakteristik des Gehölzklimas. — § 3. Das Grasflurklima. Klimatische Existenzbedingungen der Gräser. Charakteristik des Grasflurklimas. — § 4. Meteorologische Tabellen. Was sie bringen und was sie bringen sollten. — **3. Die edaphischen Formationen.** § 1. Edaphische Einflüsse im Allgemeinen. — § 2. Durch Grundwasser bedingte edaphische Formationen. — § 3. Offene edaphische Formationen. Felsen, Gerölle, Sandboden. — § 4. Uebergang der edaphischen Formationen in klimatische. Krakatau. Der Vulkan Guntur. Die Camargue. **4. Das Zusammenleben in Formationen.**

1. Klimatische und edaphische Factoren.

Betrachtet man eine im Urzustande verbliebene ebene Gegend von grosser Höhe, etwa von dem Gipfel eines Berges oder noch besser von einem Luftballon herab, so erscheint ihr Vegetationscharakter in der Regel gleichartig und zwar als Gehölz, Grasflur oder Wüste. Wohl zeigen sich bereits in grosser Entfernung einige Unterbrechungen der herrschenden Eintönigkeit. Wo beispielsweise ein Fluss die Grasflurlandschaft durchfliesst, sind seine Ufer häufig von einem Waldsaum eingenommen oder die dürre Wüste zeigt Flecken und Streifen mit üppiger Vegetation. Es handelt sich da jedoch nur um Accidentien, die dem Gesammtcharakter, welcher, ausser in Grenzgebieten, stets dem einen oder dem andern der erwähnten drei Typen angehört, keinen Eintrag thun.

Gebirgsketten stellen häufig Grenzmauern zwischen Gebieten ungleicher Vegetationstypen dar. So ist das Waldgebiet Nordafrika's durch den Atlas von der Wüste Sahara, dasjenige des nördlichen

Venezuela durch die Cordillere von den Grasfluren der Llanos, der Wald Brasiliens und Argentiniens durch die Anden von den Wüsten Peru's, Bolivia's und Nordchile's getrennt. In anderen Fällen ist ein allmählicher Uebergang vorhanden. Das östliche nordamerikanische Waldgebiet geht allmählich nach Westen in das Grasflurgebiet der Prärie über und das letztere wird in westlicher Richtung allmählich wüstenartig; ähnliches zeigt sich beim Uebergang des russischen Waldgebiets in die südrussische Steppe und von der letzteren in die kaspische Wüste.

Möge der Wechsel ein plötzlicher oder ein allmählicher sein, er entspricht stets einem Wechsel der klimatischen Feuchtigkeit. Die Menge und Vertheilung der Regen, die atmosphärische Feuchtigkeit und die für die Vegetation wesentlich nur durch ihre trocknenden Wirkungen maassgebenden Bewegungen der Atmosphäre sind die Factoren, welche in den tropischen und temperierten Zonen den Vegetationstypus bedingen, während der floristische Typus, soweit er von jetzigen Factoren bestimmt, in erster Linie auf die Wärme zurückzuführen ist, namentlich wenn nicht Gruppen unteren Ranges (Gattungen und Arten), sondern solche höheren Ranges (Ordnungen und Familien) in Betracht gezogen werden. Nur in den polaren Ländern kommt die Temperatur als klimatische Ursache eines Vegetationstypus, der Kältewüste oder Tundra, zur Geltung.

In grösserer Nähe erscheint der einheitliche Charakter der Pflanzendecke eines Gebiets weit weniger deutlich, da den schon in der Ferne sichtbaren Unregelmässigkeiten eine Menge neuer hinzutreten, wie z. B. kleine, von Schilf bedeckte Stellen mitten im Walde, oder spärlich bewachsenes Gerölle etc. Ausserdem zeigen sich Gehölz, Grasflur und Wüste innerhalb des Typus reich nüancirt; hier ist der Charakter mehr hygrophil, dort mehr xerophil in zahllosen Abstufungen. Endlich ist auch die floristische Zusammensetzung, die in der Ferne meist gar nicht zur Geltung kam, einem mehr oder weniger raschen Wechsel unterworfen. Solche feine Gliederung der Vegetation und der Flora innerhalb eines klimatischen Gebiets ist in erster Linie durch den Boden bedingt. Nur bei Anwesenheit grösserer Unebenheiten macht sich ausserdem die Ungleichheit der Bestrahlung durch die Sonne geltend. Doch ist die Wirkung dieses Factors demjenigen der physikalischen und chemischen Bodenbeschaffenheit stets untergeordnet.

Die Gliederung der Pflanzendecke der Erde ist nach dem Vorstehenden von drei Factoren beherrscht: Wärme, Hydrometeore (mit Einschluss des Windes) und Boden. Die Wärme liefert die Flora, die klimatische Feuchtigkeit die Vegetation,

der Boden sortirt und nüanciert in der Regel nur das von den beiden klimatischen Factoren gelieferte Material und fügt einige Details aus Eigenem hinzu.

Die nüancirende Thätigkeit des Bodens führt zu einer Gliederung in bald kleinere, bald grössere Parcellen von einheitlichem ökologischen und floristischen Typus, deren Eigenthümlichkeiten sich bei gleichbleibendem Klima auf gleichen Bodenarten genau wiederholen, während ungleiche Bodenarten eine ungleiche Pflanzendecke tragen. Man nennt die durch die Bodenqualitäten bedingten Pflanzenvereine **Formationen**.

In jeder Formation zeigt sich eine Pflanzenart oder eine Gruppe von Pflanzenarten massgebend; nur vereinzelt auftretende Pflanzen sind für die Formation unwesentlich und häufigere Nebenbestandtheile können nur eine verschiedene Facies der Formation bedingen. So kennt man bei uns eine Formation des Buchenwalds, wo Fagus silvatica vorherrscht und wenigstens zwei Facies derselben mit ungleicher krautiger Vegetation.[1] Aendert sich die Zusammensetzung der Vegetation bei gleichbleibender Beschaffenheit des Bodens, so ist dies ein sicheres Anzeichens des Uebergangs in ein anderes Klima. Ein rascher Wechsel der Formationen bei gleichbleibender Bodenqualität zeigt sich nur in Gebirgen, entsprechend dem raschen Wechsel des Klimas.

Jede Formation ist zwar in ihrem floristischen und ökologischen Charakter ein Produkt von Klima und Boden, jedoch in ungleichem Verhältniss der verschiedenen Factoren. Der Einfluss des Bodens ist demjenigen des Wärmeklimas stets untergeordnet, während er unter Umständen, allerdings nur lokal, denjenigen der Hydrometeore aufhebt. So zeigt sich an manchen Standorten Gehölz, wo das Klima Grasflur bedingen würde, oder umgekehrt, und üppiger Wald gedeiht stellenweise im niederschlagsärmsten Wüstenklima. Ausserdem können bestimmte Eigenschaften des Bodens einen Vegetationscharakter hervorrufen, der keinem der klimatischen Typen angehört. Letztere setzen nämlich eine günstige, dem Gedeihen der überwiegenden Mehrzahl der Pflanzen zusagende Bodenbeschaffenheit voraus. Extreme, für das ganze Pflanzenleben ungünstige Bodeneigenschaften entziehen die Vegetation dem massgebenden Einfluss der Hydrometeore. Dieselbe trägt daher beispielsweise auf Felsen, Geröllen, und Sümpfen in erster Linie das ökologische Gepräge des Substrates, und dieses Gepräge bleibt unter sehr verschiedenen Bedingungen der klimatischen Feuchtigkeit, welche in solchen Fällen nur noch nüancirend wirkt, in der Hauptsache das Gleiche.

Nach dem Vorhergehenden sind zwei ökologische

---

[1]) Vgl. S. 124.

Formationsgruppen zu unterscheiden, die klimatischen oder Gebietsformationen, deren Vegetationscharakter durch die Hydrometeore beherrscht und die edaphischen oder Standortsformationen, wo derselbe in erster Linie durch die Bodenbeschaffenheit bedingt ist.

2. Die klimatischen Formationen.

§ 1. **Eintheilung.** Die klimatischen Formationen lassen sich auf drei Haupttypen zurückführen: Gehölz, Grasflur und Wüste.

Das Gehölz besteht wesentlich aus Holzgewächsen und heisst Wald, wenn Bäume in geschlossenem Stande wachsen, Buschwald oder Gebüsch, wenn die Sträucher so reich entwickelt sind, dass die Baumkronen einander nicht berühren und Gesträuch, wenn Sträucher die Gesammtphysiognomie bedingen. Kräuter sind in den Gehölzen stets vorhanden, aber nur als accessorische Bestandtheile; sie sind in ihrer Oekologie vollständig von den Holzgewächsen beherrscht.

Die Grasflur besteht wesentlich aus büschelartig wachsenden, perennirenden Gräsern. Andere Kräuter stellen, auch wenn sie ebenso zahlreich sind als die Gräser, doch nur Begleiter der letzteren dar, da die Existenz der Formation in erster Linie auf ihrer Grasnarbe beruht. Die hygrophilen und tropophilen Grasfluren heissen Wiesen, die xerophilen Steppen, xerophile Grasflächen mit einzeln wachsenden Bäumen Savannen.

Gehölz und Grasflur stehen einander gegenüber wie zwei feindliche, gleich mächtige Völkerschaften, die im Laufe der Zeiten zu wiederholten Malen um die Herrschaft des Bodens gegen einander gekämpft haben. Die jetzigen Klimate haben jedem der beiden Gegner seine Domänen abgegrenzt, aber geringe klimatische Veränderungen würden genügen, um den Kampf wieder zu entfachen. In Gebieten, die, im nachher zu erläuternden Sinne, weder ausgeprägtes Gehölzklima noch ausgeprägtes Grasflurklima besitzen, genügt dazu der Eingriff des Menschen. So findet gegenwärtig, in Folge der Ausrodung des Waldes, in Ostjava und an einigen anderen Punkten des malayischen Archipels eine Invasion früher von Gehölz eingenommener Gegenden durch die Grasflur statt. Obwohl ich selber Zeuge dieses Kampfes gewesen bin, so will ich doch dessen Schilderung in den Worten des langjährigen Kenners der malayischen Vegetation, Junghuhn, wiedergeben, da es kaum möglich sein würde, demselben an Anschaulichkeit gleich zu kommen.

Bleibt der Boden, nach Ausrodung der Wälder, unbebaut, „dann tritt gewöhnlich zuerst das gesellig und gedrängt wachsende Alanggras (Imperata Koenigii Palis) an die Stelle der verschwundenen

Wälder, dann werden Flächen, die sich meilen-, ja wohl tagereisenweit ausdehnen, in einförmige, trockene Grasfelder, in Wildnisse von 3 bis 5′ hoch aufgeschossenem Grase verwandelt, während an Berggehängen dasselbe Gras seine ursprüngliche Zone weit überschreitet und fast unempfindlich für Temperaturverschiedenheiten, 6 bis 7000′ hoch, Alles überziehend, hinausragt."

„Seine seidenhaarigen Samen, so leicht wie der zarteste Flaum, werden von dem leichtesten Athem des Windes millionenweise in der Luft herumgeweht und begünstigen in hohem Maasse seine allgemeine Verbreitung, während seine kriechenden und tief eindringenden Wurzeln die Ausrodung schwierig machen, da, wo das lebenszähe Gras sich einmal angesiedelt hat. Ich habe Grund, zu glauben, dass das Alanggras während des ursprünglichen Zustandes des Landes auf einige unfruchtbare, dürre, wasserleere Flächen der heissen Zone angewiesen und besonders auf schweren, leicht austrocknenden, harten und eisenschüssigen Thonboden beschränkt war, dass aber gegenwärtig überall wo man dieses Gras auf einem fruchtbaren lockeren Boden und an Berggehängen, oberhalb der Zone von 2000′ antrifft, dies ein Zustand ist, der erst durch Menschenhände hervorgerufen wurde . . . Im nördlichen Sumatra, besonders in den durch Krieg verödeten Batta-Ländern sind dadurch Graswüsten in's Dasein getreten, die in ihrer furchtbaren Einförmigkeit Alles weit und breit bedecken und Flächen, Berg und Thal mit ihrem weisslich-grünen Kleide überziehen."[1])

Es ist wahrscheinlich, dass, wenn der Mensch nicht wieder eingreift, die Anlangsteppe im Laufe der Zeit wieder dem Wald weichen wird, da die klimatischen Bedingungen solchem immerhin mehr entsprechen, als der Grasflur. Im ausgeprägten Waldklima, z. B. an der Küste Brasiliens, folgt auf den zerstörten Wald rasch wieder Wald, allerdings zunächst solcher mehr xerophilen Charakters, die sogenannte Capoeira.

Sind die klimatischen Bedingungen wegen zu grosser Trockenheit oder Kälte, jedem Pflanzenleben abhold, so tritt Verkümmerung des Gehölz- und Grasflurtypus ein und ihre Unterschiede verwischen sich, denn der Kampf hört auf. Der Boden wird dann von solchen holzigen und krautigen Gewächsen in Beschlag genommen, die den Kampf gegen die Unbill des Klimas noch mit Erfolg führen können.

So entsteht als dritter Haupttypus derjenige der **Wüste**. Uebergangsformen zwischen Wüste einerseits, Gehölz oder Grasflur andererseits werden Halbwüsten genannt.

Im Gehölz und in der Grasflur können nur solche Gewächse bestehen, die sich in Bezug auf alle Factoren im ökologischen Optimum

---

[1]) l. c. Bd. I. S. 153.

befinden, da sie sonst im Kampfe gegen stärkere Mitbewerber zu Grunde gehen würden. In der Wüste ist dieses, da der Kampf der Pflanzen unter sich aufhört, nicht mehr Bedingung. Gehölz und Grasflur sind geschlossene Formationen, wenigstens im ökologischen Sinne; mehr Bestandtheile können in dieselben nicht aufgenommen werden und zahllose Keimlinge gehen im gegenseitigen Kampfe fortwährend unter. Die Wüste hingegen ist ökologisch eine offene Formation. Die meisten Samen keimen in ihr nicht und die Keimlinge erliegen häufig der klimatischen Unbill. Andere fristen eine kümmerliche Existenz. Viele Pflanzen sterben ab und ihr Platz wird nicht eingenommen. Es sind in der Wüste stets viele leere Stellen zu besetzen.[1])

Die Grasflur, wie es vielfach geschieht, als den Ausdruck eines „schlechten Klimas", als ein Armutszeugniss der Natur, eine Uebergangsstufe zwischen Wald und Wüste zu betrachten, ist vom Standpunkte des Forstmanns allenfalls begreiflich, aber weder wissenschaftlich noch praktisch berechtigt. Vielmehr sind gewisse Formen der Gehölze, wie später gezeigt werden soll, klimatisch weit genügsamer als die Grasflur. Der Sieg im Kampfe zwischen Gehölz und Grasflur gehört demjenigen der beiden Gegner, dem die gegebenen klimatischen Bedingungen am besten entsprechen.

Genaue Kenntniss der Erfordernisse, welche einerseits die Holzpflanzen, andererseits die Gräser, an die Hydrometeore, die Luftbewegungen und die Wärme stellen, werden uns die Elemente liefern, aus welcher ein Gehölzklima und ein Grasflurklima sich zusammensetzen.

§ 2. **Das Gehölzklima.** Betrachten wir zunächst die Holzpflanze in ihrer vollkommensten Entwickelung, als Baum. Im Baum befindet sich die transpirirende Oberfläche in grösserer Entfernung von den Wasservorräthen des Bodens, als beim Strauch und beim Kraut; ausserdem haben die dieselben umgebenden Luftschichten zum Theil andere Eigenschaften als die tiefer befindlichen; endlich ist sie, wenigstens in vielen Fällen, im Verhältniss zur Bodenoberfläche, grösser als beim Strauch oder Kraut.

Andererseits steht dem Baume ein mächtiges Wurzelsystem zur Verfügung, welches auch sehr tiefliegende Wasservorräthe auszunützen im Stande ist und häufig vornehmlich solche verwendet, indem seine Wurzelspitzen sich in grösster Menge in beträchtlicher Entfernung der Oberfläche befinden.

Unsere jetzigen Kenntnisse der Baumphysiologie sind beinahe ausschliesslich auf die mitteleuropäische Flora beschränkt, deren Bäume

[1]) Nicht zu verwechseln mit klimatischen Wüsten sind kümmerlich bewachsene Standorte im Gehölz- und Grasflurklima. s. 3. Die edaphischen Formationen.

sämmtlich, wenn auch in ungleichem Grade, stark transpiriren und dementsprechend sehr wasserbedürftig und während der Vegetationszeit hygrophil sind.

Die umfassendsten und brauchbarsten Untersuchungen über die Transpiration unserer Waldbäume sind von R. v. Höhnel angestellt worden, dessen Arbeit die folgenden Daten entnommen sind:

Verf. benutzte „5—6jährige, 50—80 cm hohe Bäumchen, die in 16 cm hohe und $3^1/_2$ bis 5 Kilogramm Erde fassende gewöhnliche Gartentöpfe versetzt wurden, die derartig von weiten Zinkblechhüllen luftdicht umgeben waren, dass nicht nur eine Begiessung der Pflanzen möglich war und ein vollkommener Abschluss des Topfes bewirkt wurde, sondern auch der Culturboden nirgend mit dem Zinkblech in direkte Berührung kam. Auf diese Weise wurde ein Wasserverlust aus dem Boden vollständig verhindert und eine genaue Bestimmung der Transpirationsgrösse ermöglicht. Ferner wurde dafür gesorgt, dass die Töpfe von der Sonne nicht direkt beschienen werden konnten, und im Wesentlichen die Bodentemperatur annehmen mussten. Ebenso wurde dafür Sorge getragen, dass sich die Versuchsbäumchen, die im Mariabrunner Forstgarten standen, unter äusseren Verhältnissen befanden, die denen der verschiedenen Partien der Baumkrone im Walde wenigstens annähernd ähnlich waren."

Mittlere Transpirationsgrössen vom 1. Juni bis Ende November.

(Die Zahlen bedeuten Gramme Wasserverlust auf 100 Gramm Trockengewicht der Blätter, resp. Nadeln bezogen.)

Birke	67 987	Stiel- und Steineiche	28 345
Linde	61 519	Zerreiche	25 333
Esche	56 689	Feldahorn	24 683
Weissbuche	56 251		
Rothbuche	47 246	Rothfichte	5 847
Spitzahorn	46 287	Weissföhre	5 802
Bergahorn	43 577	Edeltanne	4 402
Feldulme	40 731	Schwarzföhre	3 207

Von Höhnel gelangte in Bezug auf den Wasserverbrauch eines Hektars 115jährigen Buchenhochwaldes zu dem Ergebniss, dass derselbe, „je nach verschiedenen Annahmen, 3 587 000 bis 5 380 000 Kilogramm Wasser in der Vegetationsperiode verbraucht. Ein 50- bis 60jähriger Buchenbestand verdunstet im Vegetationshalbjahre pro Hektar 2 330 900 Kilogramm und ein Stangenbuchengehölz von 30—40 Jahren in der gleichen Zeit etwa 680 000 Kilogramm."

Da nun die Regenmenge, gering genommen, im Laufe des ganzen Jahres 7 Millionen Kilogramm beträgt, so ergiebt sich eine vorzügliche Uebereinstimmung derselben mit den Transpirationsresultaten.[1])

Ausser den wenigen in der Vegetationszeit hygrophilen Bäumen, wie sie allein bei uns vorkommen, giebt es

[1]) S. 290.

auch ausgesprochen xerophile, ja sogar solche, die auf dem trockensten Wüstenboden noch gedeihen. Es dürfte zu den interessantesten Aufgaben zukünftiger botanischer Reisenden gehören, die Existenzbedingungen dieser ausgeprägt xerophilen Bäume, die z. B. in grosser Mannigfaltigkeit in trockenen Savannen und in Wüsten der Tropen vorkommen, genauer zu erforschen.

Die Tiefe ihres Wurzelsystems ermöglicht es den Bäumen, in Gegenden üppig zu gedeihen, wo andauernde Trockenzeiten bei grosser Hitze periodisch wiederkehren, wie in den Mittelmeerländern, in Vorderindien, im Sudan.

Die Unrichtigkeit der vielfach vertretenen Ansicht, dass der Wald zu gedeihlicher Entwickelung der Niederschläge zu jeder Jahreszeit, namentlich aber zur Vegetationszeit, bedürfe, geht aus dem Vorkommen in Gegenden mit trocken-heissen Perioden zur Genüge hervor.

Von Wichtigkeit für den Baumwuchs ist nicht grosse Häufigkeit der Niederschläge, auch nicht eine regenreiche Vegetationsperiode, sondern dauernde Anwesenheit eines Wasservorraths im Bereich der Wurzelenden, also in beträchtlicher Bodentiefe. In welchen Jahreszeiten dieser Vorrath erneuert wird, ist gleichgültig. Es giebt Waldgebiete mit Regen zu allen Jahreszeiten und solche mit Trockenperioden. Im letzteren Falle kann die Regenperiode gleichzeitig hauptsächlich oder ausschliesslich Vegetationsperiode sein, wie in den Tropen und im Innern Argentiniens, oder die Regenperiode fällt mit einer relativen Ruhezeit der Vegetation zusammen, wie in den extratropischen Waldgebieten mit Winterregen (Mediterranländer, südliches Caspisgebiet, Chile, Californien, Südwest- und Süd-Australien).

Die Bäume der Waldgebiete mit trockener Vegetationsperiode sind auf die während der Winterszeit entstandenen, in grosser Tiefe befindlichen Wassermengen angewiesen und mit entsprechenden Eigenschaften versehen. Ihr Wurzelsystem ist besonders tiefgehend und stark entwickelt, Stamm und Wurzeln sind häufig mit Vorrichtungen zur Aufspeicherung von Wasser versehen, das Laub ist gegen raschen Wasserverlust in der trockenheissen Luft geschützt. In den Gebieten ohne ausgesprochene Trockenperiode oder wo dieselbe gleichzeitig Ruhezeit der Baumvegetation ist, besitzt letztere weniger vollkommene Aufnahme- und Schutzvorrichtungen. Das Laub ist zart und transpirirt reichlich, der ganze Charakter ist hygrophil, trotzdem leisten auch hygrophile Bäume in abnormen Trockenperioden, wie überhaupt alle tiefwurzelnden Pflanzen im Gegensatz zu den seichtwurzelnden, erstaunlichen Widerstand.

So entwickelte sich während der regenfreien Vegetationsperiode

des Jahres 1893 am Rhein und in der westlichen Schweiz das Wiesengras nur zu ganz geringer Höhe und trocknete sammt den meisten Wiesenstauden schon vor Ende des Juni aus. Ueber dem niedrigen strohgelben Rasen der Wiesen erhoben sich Luzerne, Esparsette und andere tiefwurzelnde Stauden als frische, saftgrüne, üppige Büsche. Das Laub der Bäume wurde erst im Juli theilweise trocken und das Obst füllte sich wie gewöhnlich, mit Saft und wuchs zu normaler Grösse heran. Es waren also im Boden, den tiefwurzelnden Pflanzen allein zugänglich, noch bedeutende, von dem Winterregen herrührende Wasservorräthe erhalten geblieben. Doch handelte es sich in diesem Falle um eine während des Sommers hygrophile Vegetation, die unter normalen Umständen einer mit hoher Temperatur verbundenen Trockenheit nicht ausgesetzt ist.

Wichtige Beobachtungen über die Bedeutung der Regenmenge und der Winterregen für den Wald werden von Woeikof mitgetheilt:

. . . „Ich will den Einfluss der Sommerregen auf die Wälder, wie auf andere Arten der Vegetation nicht leugnen, nur sind Niederschläge der kalten Jahreszeit, vorzüglich wenn sie als Schnee auftreten, bei Weitem wichtiger. Die Wälder brauchen einen beständigen Vorrath von Wasser in der Schicht, wo ihre Wurzeln stehen, um der beständigen Evaporation der Blätter zu genügen. Je kühler die Jahreszeit ist, während welcher die Niederschläge fallen, desto feiner sind diese, desto regelmässiger vertheilt, desto mehr Wasser dringt in die tieferen Bodenschichten ein, anstatt rasch über den Boden zu laufen und die Flüsse zu erreichen. Noch besser für die Vegetation ist eine Schneedecke. Ist er früh oder spät gefallen, der Schnee schmilzt immer im Frühling, wenn die Vegetation am meisten Wasser braucht. Die permanente Schneedecke des Winters ist die Hauptursache der Bewaldung Nordrusslands und Schwedens, trotzdem die jährliche Menge des Niederschlags viel geringer ist als in Westeuropa. Im Süden, in der Steppe, ist die Menge des fallenden Schnees viel geringer, und auch der, welcher gefallen ist, wird durch die heftigen Winde weggefegt und sammelt sich in den Schluchten, während hohe Orte schneelos bleiben.“ [1])

„Einen Beweis, dass Lignosen ohne Sommerregen fortkommen, bieten die ohne künstliche Bewässerung kultivirten Bäume in Süd-Europa, wo im Sommer oft Monate lang kein Tropfen Regen fällt, und doch selbst der Weinstock reichlich Frucht trägt, wozu natürlich viel Wasser nöthig ist. An der Südküste der Krim z. B. achten die Winzer gar nicht auf Sommerregen, er hat keinen Einfluss auf die Vermehrung der Ernte, denn er netzt den Boden zu oberflächlich. Ganz anders die Regen im Spätherbst und Winter, welche ergiebig genug sind, um den Boden einen Meter tief zu durchnässen, und einen Vorrath für den ganzen nächsten Sommer zu liefern.“

„Nicht allein Winzer, sondern alle, welche sich mit Acker- und Gartenbau beschäftigen, wissen sehr wohl, dass häufige, aber schwache Regen wenig

---

[1]) l. c. S. 243.

oder gar nichts nützen, und dass es besser ist, wenn im Monate zwei Regentage in 15 Tagen Abstand je 20 mm Regen geben, als wenn dieselbe Menge in 14 Tagen zu je 3 mm per Regentag fällt, denn im ersteren Falle wird der Boden auf eine grössere Tiefe benetzt, in letzterem aber bleibt, wenn schon früher Trockenheit herrschte, das Regenwasser fast ganz in der obersten Bodenschicht.“ [1])

„Die Betrachtung der Wolgagegenden und des östlichen Kaukasus hat mir den nahen Zusammenhang zwischen der Cultur von Winterkorn und der Waldung gezeigt. In Gegenden mit einem kalten Winter (unter 0) ist eine beständige Schneedecke nöthig, damit der Boden im Frühling stark durchfeuchtet wird, Sommerregen können den Schnee nicht ersetzen, wegen der Unregelmässigkeit ihres Auftretens und der grossen Menge, welche auf einmal herabfällt und abläuft, ohne dem Boden zu nutzen.

„In südlicheren Gegenden sind regelmässige Winterregen nöthig, um die Cultur der Winterfrüchte zu ermöglichen. Sind die Regen spärlich, so wird Getreide wachsen und sichere Ernten geben, aber kein Wald existiren können. Dies sehen wir z. B. auf der Halbinsel Apscheron. Dort wird überall Winterweizen gesäet, er gibt sehr ungenügende, aber sichere Ernten, denn der Weizen braucht nur Feuchtigkeit in der obersten Bodenschicht. Werden die Niederschläge des Herbstes und Winters reichlicher, so kann auch die Waldvegetation gedeihen. Dies sehen wir z. B. bei Leukoran. Etwas nördlich von der Stadt sind einige Colonien russischer Sectirer, die ausschliesslich Winterweizen und Gerste säen. Der Ertrag ist ausgezeichnet, aber Sommerfrüchte kann man nicht bauen, der Boden trocknet schon im Mai so ein, dass das Blühen unmöglich wird. In dieser Gegend gibt es Wälder mit grossen, hochstämmigen Bäumen. Der Wasservorrath, welcher im Winter gesammelt wird, genügt, um die Evaporation des Sommers zu decken.“ [2])

Je grösser die Wassermenge des Bodens, möge dieselbe von Regen oder durchsickerndem tellurischen Wasser herrühren, desto grösser wird im Allgemeinen die Höhe der Bäume, desto reicher ihre Belaubung. Allerdings sind die höchsten bekannten Bäume, wie die Sequoien Californiens und die Eucalypten Australiens, nicht Bewohner besonders feuchten Bodens; specifische Eigenschaften spielen hier eine grosse Rolle. Bei abnehmender Wassermenge im Boden nimmt die Höhe der Bäume und die Oberfläche ihres Laubes im Allgemeinen ab, doch trifft man noch auf trockenem Boden, z. B. in den tropischen Savannen, manche stattlichen Bäume. Die trockensten Gebiete besitzen nur noch Zwergbäume. Der Baumwuchs wird jedoch nur durch solche Grade der Trockenheit ganz sistirt, die jeden Pflanzenwuchs mit Ausnahme niederer Kryptogamen, ausschliessen.

Die zum Gedeihen hygrophiler Bäume nöthige Wassermenge steigt natürlich mit der Temperatur. In temperierten Zonen gedeihen hygro-

[1]) II. Bd. 2. S. 255.

[2]) I. S. 243.

phile[1]) Bäume bei einer Bewässerung, die in den Tropen nur xerophilen Bäumen genügen würde. Näheres darüber ist in den speciellen klimatischen Kapiteln für die einzelnen Zonen mitgetheilt. Hier mag jedoch schon erwähnt werden, dass hygrophiler Baumwuchs in den Tropen mindestens 150 cm jährliche Regenmenge erfordert, — mit Ausnahme natürlich der Ufer von Wasserflächen, — während in den kühlen Gebieten der temperirten Zone 60 cm ausreichend sind. Das Vorkommen hoher xerophiler Bäume ist weniger an die Regenmenge, als an specifische Eigenschaften gebunden.

Ein anderer wichtiger Factor des Baumwuchses ist der Gehalt der Atmosphäre an Wasserdampf, wobei natürlich nicht die absolute, sondern die relative Dampfspannung ins Gewicht fällt. Die Bäume befinden sich in dieser Hinsicht unter weniger günstigen Bedingungen als niedrige Gewächse, denn ihre transpirirende Oberfläche liegt in höheren, also trockeneren und mehr bewegten Schichten der Atmosphäre. Grössere hygrophile Bäume bedürfen zur Zeit, wo sie belaubt sind, einer durchschnittlichen relativen Feuchtigkeit von etwa 80 %, die nur in wenigen Stunden des Tages auf 60 % herabfällt. Xerophile Bäume begnügen sich mit geringerer Luftfeuchtigkeit, und einzelne Arten scheinen, sogar im belaubten Zustande, eine Trockenheit von 30 % auf einige Zeit ohne Schaden ertragen zu können.

Ganz wesentlich ist es für den Baumwuchs, wie in einem früheren Kapitel gezeigt wurde[2]), ob Ruhe oder Bewegung in den umgebenden Luftschichten herrscht, indem der Wind eine mächtige Zunahme der Transpiration bedingt.

Trockene Winde bei Frostwetter bedingen, wie Kihlman bestimmt zeigte, die polare Grenze des Baumwuchses. Vor der endgültigen Darstellung dieses Forschers herrschten in der Pflanzengeographie höchst unklare Vorstellungen über die Ursache des Aufhörens der Baumvegetation in der arktischen Zone. Bald wurde dieselbe in der Kälte, bald in der Kürze der Vegetationszeit, bald in der Combination beider Factoren gesucht, obwohl keine in der Physiologie des Baumes begründete Eigenschaft solche Annahmen stützen konnte. Dass grosse und andauernde Winterkälte mit Baumwuchs nicht unvereinbar ist, geht schon aus der Thatsache hervor, dass die tiefsten überhaupt bekannten Kältegrade sich im sibirischen Waldgebiete zeigen.[3])

Die Bedeutung des Windes für den Baumwuchs wurde schon von Midden-

---

[1]) D. h. zur Vegetationszeit.

[2]) S. 86.

[3]) Vgl. S. 46.



Fig. 90. Grenze des Fichtenwaldes bei Lymbes-Sijt, Russisch-Lappland. (Nach Kihlman.)

dorff erkannt, wenn auch nicht physiologisch begründet, wie aus folgender Stelle seines sibirischen Werkes hervorgeht: „Ich wage sogar auszusprechen, dass im Hochnorden ein günstig gestalteter Windschutz von vielfach grösserer Bedeutung ist, als die geographische Breite oder die Höhenlage über dem Meere. Ein Windschutz von wenigen Klaftern Höhe fördert dort den Baumwuchs mehr als fünfzig- bis hunderttausend Klafter minder nördliche Lage des Ortes.[1])

Bekanntlich stellt die nordpolare Baumgrenze nicht eine scharfe Linie zwischen Wald und baumloser Tundra dar. Der Baumwuchs erleidet vor seinem gänzlichen Verschwinden eine allmähliche Reduction, die von Middendorf und namentlich von Kihlman anschaulich geschildert worden ist.

Der erst genannte Autor gibt die Erscheinung in ihren allgemeinen Zügen wieder, ohne auf ihre Ursachen einzugehen: „Verfolgen wir die Baumgrenze über grosse Länderstrecken fort und betrachten wir uns alle die verschiedenen Baumarten, welche rings um den Nordpol an dieselbe herantreten, so sehen wir alle in gleichem Maasse verkümmern und zu Krummholz ausarten: sowohl Laubholz als Nadelholz werden schliesslich zu Greisen von 2, ja 1 Fuss Höhe herabgedrückt.[2])

Die Verkrüppelungen, die der Baumwuchs in der Nähe seiner polaren Grenze erleidet, rühren, wie Kihlman zeigt, von der winterlichen Austrocknung her, deren Zunahme in nördlicher Richtung schliesslich jedem Baumwuchs Einhalt thut.

Verfolgt man die Entwickelung des Wachholders, wie sie in der oberen Waldregion oder in der inneren Tundra verläuft (Fig. 91), so findet man, dass die Spitze des geraden Stammes regelmässig abstirbt, sobald sie eine gewisse, etwas variable Höhe über dem Boden erreicht hat. Die Seitenzweige wachsen dagegen schief aufwärts oder fast horizontal weiter, bis ihre Spitzen in der einmal gegebenen, verhängnisvollen Höhe ebenfalls absterben. Da dem Wachholder das Vermögen zur Wurzelsprossbildung oder auch zu einem nachträglichen Ausschlag an der Stammbasis vollständig abgeht, kommt dadurch ein niedriges, tischähnliches Bäumchen zu Stande, dessen dichte schirmförmige Krone ein Diameter von 3—4 m. erreicht, und dessen centraler, cylindrischer Stamm bei einem Alter von 300—400 Jahren einen Durchmesser von mehr als 30 cm haben kann. Die Höhe des ganzen Gebildes beträgt durchschnittlich etwa 1 m, kann aber hin und wieder beinahe 2 m erreichen . . . Wenn das als Brennholz sehr gesuchte Stämmchen lange genug stehen bleibt, kommt früher oder später ein Zeitpunkt, wo die Wurzelbefestigung dem wachsenden Windfang der Krone nicht mehr entspricht; das Bäumchen fällt um und wird in schräger Richtung von der nunmehr abwärts gerichteten Hälfte der Krone gehalten, während die obere Hälfte derselben längs der kritischen Linie rasch abstirbt und verschwindet.

---

[1]) l. c. S. 683.

[2]) l. c. S. 675.

Die Linie, oberhalb welcher alle Zweige zu Grunde gehen, wird durch die durchschnittliche Höhe der Schneedecke zu Anfang der Schmelze bestimmt . . . Im April 1889 konnte ich mich überall davon überzeugen, dass die lebendigen Wachholderäste bis dicht unter die Oberfläche des erweichenden Schnees reichten, oder dass sie höchstens einige cm über demselben hervorragten. Ich habe die Ansicht gewonnen, dass der Wachholder in Russisch-Lappland überhaupt nur unter der Bedingung den Winter aushält, dass er mehrere Monate hindurch vollständig mit Schnee bedeckt" ist. [1])

. . . „Auch die Birke bildet tisch- oder heckenförmig geschorene Sträucher, die, der massenhaften Verbreitung dieser Baumart ausserhalb der Waldgrenze entsprechend, für die innere Tundra-Landschaft geradezu charakteristisch sind. [2])"

Als extremsten Fall endlich erwähnt Kihlman die Bildung von Matten, „welche nur die Höhe des umgebenden Flechten- und Reiserfilzes erreichen, die aber in dem Horizontalplan mitunter recht ansehnliche Dimensionen erreichen . . . Besonders schön kann die leicht wurzelnde Fichte (Fig. 92) in dieser Wuchsform auftreten; längs dem Tundrasaum bei Orlow sah ich Fichtenmatten von 1 bis 5 m Länge, deren dünne, sterile Zweige in dem Flechtenfilz umherkrochen und offenbar einer einzigen Keimpflanze entstammten . . . Bei allen diesen Matten findet man die Jahrestriebe, insoweit sie sich über dem Niveau der umgebenden Moos- und Flechtenpolster erheben, vertrocknet und entblättert." [3])



Fig. 91. Von der Baumgrenze. Plattgewachsenes Bäumchen von Juniperus communis. Nach Kihlman.

Wie in einem späteren Kapitel (Dritter Theil, Abschnitt IV) gezeigt werden soll, sind auch für die vertikale Grenze des Waldes die Verhältnisse der Luftbewegung maassgebend.

Es erscheint zweckmässig, Sträucher und Zwergbäume als Niederholz zusammen zu fassen.

Auch für das Niederholz ist die Menge des Grundwassers maassgebend und die Zeit, wo letzteres erneuert wird, gleichgültig. Die zum Gedeihen des Niederholzes nöthige Wassermenge ist geringer als für den Baumwuchs; wird sie grösser, so tritt letzterer auf. Wie das Hochholz, gedeiht das Niederholz besser in feuchter als in trockener, besser in ruhiger als in bewegter Luft; es ist aber in jeder Hinsicht genügsamer als, das erstere.

1) l. c. S. 71.
2) l. c. S. 73.
3) S. 68—69.



Fig. 92. Von der polaren Baumgrenze: Fichtenstrauch bei Lujawr, Russisch-Lappland. (Nach Kihlman.)

Ein gutes **Gehölzklima** setzt sich, nach dem Vorhergehenden, aus folgenden Elementen zusammen: Warme Vegetationszeit, beständig feuchter Untergrund, feuchte und ruhige Luft, namentlich im Winter. Irrelevant für die Gehölze ist es, ob die Grundfeuchtigkeit vom Regen oder von tellurischen Gewässern geliefert wird, ob die Niederschläge häufig oder selten sind, ob sie während der activen Periode oder der Ruheperiode fallen. Dem Optimum des Gehölzklimas entspricht der hygrophile Baum, den geringeren Graden des Gehölzklimas, in absteigender Reihe, der tropophile Baum, der xerophile Baum und das Niederholz. **Gehölzfeindlich** ist in höheren Breiten ein Klima mit trockenen Wintern, da die Bäume während des Winters den Transpirationsverlust nicht decken können.

§ 3. **Das Grasflurklima.** Ganz anders sind die Ansprüche, welche die Grasflur an das Klima stellt. Das Maassgebende in der Grasflur ist, wie schon erwähnt, die Grasnarbe. Grasfreie oder grasarme Staudenformationen vermögen den Kampf gegen die Gehölze nicht mit Erfolg zu führen und zeigen sich nur in Wüsten (die sogenannten Artemisiasteppen u. s. w.), wohl meist mit Beimischung von Niederholz.

Die krautigen Gräser sind vorwiegend Gewächse der temperirten Länder. In den Tropen sehen wir grasreiche üppige Grasfluren vornehmlich auf den zeitweise kühlen Hochebenen, z. B. im Innern Brasiliens, in Central-Afrika, und nur dürftigen Graswuchs da, wo in der Vegetationszeit die Temperatur während der Tagesstunden 30° C dauernd übersteigt. Warum hohe Temperaturen den meisten krautigen Gramineen wenig zusagen, lässt sich zur Zeit nicht angeben. Während der Vegetationsruhe schaden auch die höchsten in der Natur vorkommenden Temperaturen der ausgedörrten Grasnarbe nicht.

Im Vergleich zu den Holzpflanzen und vielen Stauden sind die Gräser der Grasflurnarbe seichtwurzelnde Gewächse und leiden daher durch längere Dürreperioden während der Vegetationszeit. Es wurde vorhin erwähnt, welchen verderblichen Einfluss die trockene Vegetationszeit des Jahres 1893 auf die Gräser im Gegensatz zu den Holzpflanzen und den tiefwurzelnden Stauden ausgeübt hatte, und auch Woeikof hat ähnliche Beobachtungen aufgezeichnet. Ein Klima, in welchem die Trockenheit gleichzeitig warme Jahreszeit ist, wie dasjenige der Mittelmeerländer, ist demnach dem Graswuchs, also auch der Grasflur, ungünstig. So sah ich im August 1866 bei Lissabon die Gräser und die meisten Stauden völlig verdorrt, während tiefwurzelnde Disteln fröhlich blüthen und die Bäume in unversehrtem Laube prangten.

Feuchtigkeit des Untergrunds kommt also für die Grasnarbe wenig in Betracht; wesentlich ist ihr nur

Feuchtigkeit des Obergrundes. Da letztere aber durch Verdunstung und Filtration rasch verloren geht, so sind zu ihrer Erhaltung häufige, wenn auch schwache Niederschläge, nöthig. Während der Ruheperiode können die Gräser grosse Trockenheit unbeschadet ertragen.

Die Gräser erheben sich weit weniger als die Bäume über die Oberfläche des Bodens und befinden sich demnach in feuchteren Schichten der Atmosphäre. Grosse Lufttrockenheit ist ihnen übrigens, während der Ruheperiode, ebenso unschädlich wie Regenlosigkeit.

Die tiefsten atmosphärischen Schichten sind auch die ruhigsten, so dass die Gräser von der austrocknenden Wirkung des Windes weniger als Holzpflanzen zu leiden haben. Die dem Baumwuchs so schädlichen Winde der Trockenzeiten und des Winters sind für die Gräser ohne Bedeutung.

Nach dem Vorhergehenden sind die Elemente eines guten **Grasflurklimas:** Häufige wenn auch nur schwache, die Feuchtigkeit des Obergrundes erhaltende Niederschläge in der Vegetationszeit und gleichzeitige mässige Wärme. Beinahe irrelevant sind für die Grasflur die Feuchtigkeit des Untergrundes (ausser bei grosser Capillarität des Obergrundes), Trockenheit der Luft, namentlich in den Ruheperioden (Trockenzeit, Winter) und Winde. **Grasflurfeindlich** ist in höheren Breiten Trockenheit in der Hauptvegetationszeit der Gräser (Frühjahr, Frühsommer).

Gehölzklima führt zum Sieg des Gehölzes, Grasflurklima zum Sieg der Grasflur. Im Uebergangsklimaten entscheiden edaphische Einflüsse den Sieg. Stärkere Abweichungen vom Gehölzklima und vom Grasflurklima rufen die Wüste hervor.

Dass das Innere der Continente, namentlich ausserhalb der Wendekreise, weniger reichen Baumwuchs aufweist als die Küstengebiete, ist in erster Linie auf die zeitweise herrschende grosse Lufttrockenheit, namentlich des Winters, zurückzuführen. Ueber den nachtheiligen Einfluss des Continentalklimas bringt namentlich Middendorf Belege.

„Unter derselben Breite, unter welcher ich mich am Jeniséj, in die Waldungen Sibiriens versenkte, unter 58° n. B., erreichen auf Sitcha Nadelhölzer, welche den sibirischen so nahe stehen, dass sie nur vom Fachkenner artlich unterschieden werden, eine Höhe von 160′ bei 7′ bis 10′ Durchmesser . . . Von Jenisejsk nordwärts möchte man, dem in Livland gewonnenen Augenmaasse zufolge, den Waldungen kaum mehr als ein halbes Jahrhundert geben, nie ein ganzes[1] . . . Auch ausserhalb des Bereichs vom Eisboden sehen wir, unter den günstigsten Verhältnissen, in Süd-Sibirien die dort vorkommen-

[1]) S. 631.

den Baumarten keine ausserordentliche Grösse erreichen, ja nicht einmal diejenige, zu welcher dieselben oder deren Repräsentanten in Europa gelangen.[1]) . . . Wenigstens 99/100 aller scheinbar erwachsenen Bäume des Waldes, sogar an günstigen Oertlichkeiten Südsibiriens, besassen nicht mehr als 1 bis $^5/_4$ Fuss Dicke . . . Drei oder vier Jahrhunderte scheinen sogar in Südsibirien die äusserste Lebensdauer zu sein, welche die bevorzugten Stämme des Waldes durchschnittlich erreichen. Die durchschnittliche Lebensdauer der Bäume eines sibirischen Balkenwaldes muss ich noch beträchtlich geringer schätzen.[2]) . . . Ueberschauen wir die im vorhergehenden Abschnitte gewonnenen Anschauungen, so können wir nicht umhin, uns dafür auszusprechen, dass *das excessive Continentalklima dem Baumwuchse ungünstig ist, und derselbe sein Maximum nur im Seeklima erreichen könne.*“[3])

Das Gehölzklima, in seinen verschiedenen Abstufungen, und das Grasflurklima bleiben in allen Zonen qualitativ die gleichen, weichen aber quantitativ von einander ab, so dass ihre Elemente sich nur für einzelne Zonen zahlenmässig ausdrücken lassen. Dementsprechend sind die klimatischen Tabellen, die die hier entwickelten Anschauungen näher begründen, in speziellen Kapiteln des dritten Theils enthalten.

§ 4. **Klimatische Tabellen.** Die Zahl der Gebiete für welche wirklich brauchbare, vollständige und über längere Zeiträume ausgedehnte meteorologische Beobachtungen vorliegen, ist noch nicht gross. Immerhin giebt es bereits für mehrere, klimatisch wie in Bezug auf ihre Vegetation wohl charakterisirte Gebiete nach beiden Richtungen genügende Daten, um Schlüsse auf die Allgemeinheit zu gestatten. Allerdings werden von den Meteorologen nicht immer alle Factoren berücksichtigt, die für die klimatische Erkenntnis der Vegetation in Betracht kommen; dieses ist aber zum Theil auf die Pflanzengeographen zurückzuführen, die früher, entsprechend ihrer Verkennung der Bedeutung mancher klimatischer Elemente, sehr bescheidene Forderungen an die Meteorologie stellten.

Eine pflanzengeographisch wirklich brauchbare Tabelle müsste, meiner Ansicht nach, folgende Rubriken enthalten:

Ort:

Lage in Länge- und Breitegraden. — Höhe. — Mittlerer Luftdruck, (nur bei Höhenstationen.)

	Temperatur		Regen		Relat. Feuchtig.				
Monate	mittleres Minimum	mittleres Maximum	Menge	Tage	mittleres Minimum	mittleres Maximum	Sonnenschein. Stunden	Windstärke	Verdunst.
Jan.									
Febr.									
März									
u. s. w.									
Mittlere Jahresextreme.									

1) S. 632.

2) S. 632.

3) S. 640.

Die von den Meteorologen sorgfältig notirten Schwankungen des Luftdruckes sind für die Vegetation ohne Belang. Von den Daten über die Temperatur sind diejenigen über die täglichen Minima und Maxima die wichtigsten, ja vollkommen genügend. Angaben über die Stunden sind kaum nötig, da die Minima Nachts, die Maxima am Tag auftreten. Erstere geben uns die Temperaturen, bei welchen die Wachsthumsvorgänge hauptsächlich vor sich gehen, die Maxima sind namentlich als Factoren der Transpiration von Wichtigkeit. Die mittlere Tagestemperatur ist pflanzengeographisch werthlos, wenn nicht wenigstens die Grösse der täglichen Schwankung mit gegeben ist. Mittlere Jahresextreme sind zwar nicht für die Formationenlehre, wohl aber für die Artenareale zuweilen von Wichtigkeit, die mittlere Jahrestemperatur ist ohne jede Bedeutung.

Angaben über die absolute Regenmenge sind sehr wichtig, aber an sich noch nicht hinreichend. Es hängt viel davon ab, ob der Regen in relativ seltenen aber starken oder in häufigen aber leichten Güssen fällt. Darüber belehren die Rubriken Regentage (Regenstunden wären ausserdem erwünscht, sie werden aber beinahe nie erwähnt) und Sonnenstunden. Letztere gehören ausserdem zu den Factoren der Transpiration.

Zu den wichtigsten Rubriken gehört diejenige: Relative Luftfeuchtigkeit. Grosse Feuchtigkeit wirkt fördernd auf das Wachsthum und setzt die Transpiration herab, geringe Feuchtigkeit wirkt im entgegengesetzten Sinne.

Den Winden kommt wegen ihrer trocknenden Wirkung grosse Wichtigkeit zu. Die Rubrik „Verdunstung“ ermöglicht direkte Schlüsse auf die Grösse der Transpiration.

3. Die edaphischen Formationen.

§ 1. **Edaphische Einflüsse im Allgemeinen.** Der Einfluss der Unterschiede in der physikalischen und chemischen Beschaffenheit des Bodens beschränkt sich in der Regel, wie früher bereits erwähnt wurde, auf die feine Gliederung innerhalb des durch das Klima bestimmten Vegetations- und Florentypus. Solche edaphische Nüancirung ist nicht selten ausserordentlich reich, indem viele Arten auf eine Constellation äusserer Factoren so genau gestimmt sind, dass schon geringe Abweichungen derselben ihr Heraustreten aus dem ökologischen Optimum und hiermit ihre Niederlage im Kampfe mit den Mitbewerbern bedingt.

Man betrachte z. B. eine etwas unebene Wiese. Da sind allerdings manche der vorherrschenden Arten, namentlich unter den Gräsern, überall vorhanden, so dass eine solche Wiese als e i n e Formation bezeichnet werden darf. Andere Arten zeigen sich dagegen an ganz bestimmte Qualitäten des Bodens gebunden, so dass die Wiese ein geflecktes Aussehen erhält. Das ist namentlich der Fall, wo zwei oder mehr verwandte Arten sich in den Boden zu theilen haben. Sind z. B. Primula officinalis und Pr. elatior vorhanden, so wird man an der un-

gleichen Farbe der Blüthen schon von Weitem, die von der ersteren bewohnten trockeneren Stellen von den feuchten, welche die zweite inne hat, unterscheiden.

Niemals wird man sie gesellschaftlich wachsen sehen. In ähnlicher Weise bezeichnen Ranunculus bulbosus, acris und repens oft drei Stufen zunehmender Feuchtigkeit. Auf dem Simplon bewohnen zwei zwergige Senecio-Arten, S. incanus und S. uniflorus, die trockenen alpinen Wiesen, oft dicht beieinander, aber niemals durcheinander. Ich fand den grossköpfigen Senecio uniflorus nur, wo der Wiesenboden sich als dünner Ueberzug über Steine und Felsen ausdehnte, während S. incanus ausschliesslich tiefere Bodenstellen bewohnte. Der Bastard zwischen beiden Arten zeigte sich an die Zwischenräume beider Standorte gebunden.

Eine derartige Parzellirung wird durch chemische Unterschiede des Substrats weit seltener als durch die physikalischen bedingt, indem die letzteren einen viel rascheren Wechsel und eine grössere Mannigfaltigkeit als die ersteren zu zeigen pflegen.

Weit stärker als in Fällen der eben geschilderten Art kommen die Wirkungen des Bodens in den edaphischen Formationen zum Vorschein, wo der Vegetationstypus nicht durch das Klima, sondern durch den Boden bestimmt ist, so dass er in Gehölz- und Grasflurgebieten sich wesentlich gleich bleibt. Das Klima wirkt in den edaphischen Formationen bloss nüancirend, ähnlich wie der Boden in den klimatischen Formationen.

Maassgebend für das Zustandekommen gewisser edaphischer Formationen ist Anwesenheit reichlichen Bodenwassers in Folge der Infiltration dauernder Wasseransammlungen, für andere aber die mechanische Beschaffenheit des Substrats. Die chemischen Unterschiede des Bodens haben meist bloss eine nüancirende oder differenzirende Wirkung. Nur reiche Mengen leicht löslicher Salze, namentlich Kochsalz oder freie Humussäuren vermögen das klimatische Gepräge zu verwischen und z. B. im Hygrophytenklima Xerophytenformationen hervorzurufen.

§ 2. **Durch Bodenwasser bedingte edaphische Formationen.** Der Boden bleibt in der Nähe der Gewässer beständig bis zu grosser Tiefe feucht, auch im Grasflurklima, wo die Regen nur den Obergrund benetzen. Dementsprechend sehen wir im Bereiche der Infiltration die Ufer von Flüssen und Seen von Gehölzen bedeckt. Letztere sind oft gebüschartig, nicht selten jedoch als üppige, denjenigen des besten Waldklimas nicht nachstehende Wälder (Galleriewälder) entwickelt (Fig. 93). Derartige edaphische Gehölze unterscheiden sich von den klimatischen natürlich stets durch ihre Abhängigkeit von Wasseransammlungen, mögen die letzteren eine freie Oberfläche haben oder, wie in den Oasen ganz unterirdisch sein.



Fig. 93. Galleriegehölz an einem Fluss entlang, in dürrem Steppengebiet. Süd-Dakota.
Nach einer Photographie des geologischen Departement der Universität Nebraska.

Stagnirendes Wasser bedingt die Ausbildung der als Sümpfe bezeichneten Formationen, die wiederum in mehrere Gruppen eingetheilt werden, von welchen die torfhaltigen Moore und die Mangroven des tropischen Strandes am besten charakterisirt sind. Die Sumpfformationen werden durch die Hydrometeore wenig beeinflusst und zeigen daher im Gehölz und Grasflurklima wesentlich die gleiche Vegetation, dagegen sind ihre beiden erwähnten auffallendsten Formen, Moor und Mangrove von der Wärme abhängig, letztere aus noch nicht bekannten Gründen, ersteres, weil die chemischen Vorgänge, auf welchen die Torfbildung beruht, sich nur bei tieferen Temperaturen abspielen.

§ 3. **Offene edaphische Formationen.** An vielen Standorten ist die mechanische Bodenbeschaffenheit derartig, dass sie das Aufkommen geschlossener Formationen nicht zulässt. Was in der Wüste durch das Klima, wird hier durch die Beschaffenheit des Bodens bedingt. Der letztere gehört den Gewächsen, die sich auf demselben, den ungünstigen Bedingungen zum Trotz, anzusiedeln vermögen. Es sind deren wenige und die Formation bleibt eine durchaus offene, wo es noch Raum für viele Pflanzen giebt und wo dementsprechend der Kampf zwischen Mitbewerbern fehlt. Solche Standorte besitzen, das Klima möge sein wie es wolle, weder Gehölz noch Grasflurcharakter, sondern tragen Holzpflanzen und Kräuter in buntem Gemisch und in voller Unabhängigkeit von einander.

Zu den offenen Formationen der geschilderten Art gehören in erster Linie diejenigen der Felspflanzen. Der nackte Fels bleibt, nach seiner Erkaltung aus feuerflüssigem Zustande oder seiner Lostrennung von einer grösseren Felsmasse, mehr oder weniger lange Zeit jeder Vegetation bar. Früher oder später, im feuchten Klima früher als im trockenen, kommen Pflanzen auf seiner Oberfläche zur Entwickelung, zuerst kleine Algen und Flechten, später, nachdem diese genügsamsten Gewächse etwas Humus erzeugt haben, Moose und höhere Pflanzen. Die Vegetation der Fels- und Steinoberfläche soll diejenige der Lithophyten genannt werden. Die Felsspalten, in welchen sich mehr feinkörnige Bestandtheile und mehr Wasser ansammeln, als an der Oberfläche, erhalten eine etwas üppigere Vegetation, diejenige der Chasmophyten, Eine Felspflanzenformation besteht entweder nur aus Lithophyten, nämlich wenn der Fels spaltenlos ist, oder aus solchen und Chasmophyten.

Die Lithophyten sind niedrige flachausgebreitete Gewächse, deren Flächenentwickelung bald hauptsächlich durch die Wurzeln, bald durch die Sprosse selbst bedingt ist, welche sich, in diesem Falle, vermittelst kurzer Wurzeln, — bezw. bei Thallophyten durch Rhizoiden, — auf dem harten Substrat befestigen. Moose und Phanerogamen nehmen häufig Polsterform an. Die Chasmophyten sind im Gegensatz zu den Litho-

phyten, lang gestreckte Gewächse, da ihr Substrat sich oft in grosser Entfernung von der Mündung der Spalte und hiermit vom Lichte befindet. Viele Chasmophyten besitzen in Folge dessen ungeheuer lange Rhizome und Wurzeln, doch zeigen sich solche extremen Formen weniger in Felsspalten als auf den Geröllen, welche durch Zertrümmerung der Felsen unter der Einwirkung der Atmosphärilien entstehen und am Fusse der Felsmassen, von welchen sie heruntergefallen, oder als Moränen längs der Gletscher, grosse Haufen zu bilden pflegen. Hier treten die



Fig. 94. Steinfeld im Bette des Craigieburn-Flusses in der Nähe seiner Mündung in den Pearson-See, im Waldgebiet Neu-Seelands, Süd-Insel. Ozothamnus depressus Hook. f. und Epilobium melanocaulon Hook. f. 600 m ü. M. Nach einer Photogr. des Herrn L. Cockayne.

Lithophyten gegen die Chasmophyten stark zurück und letztere zeigen die vorher erwähnte oft ungeheuere Längsstreckung.

Die Felstrümmer gerathen theilweise in die Wasserläufe, wo gegenseitige Reibung sie theils zu Kies, theils zu Sand zerkleinert und wo die verwitterten Feldspäthe zu feinkörnigem erdigem Thon zerrieben werden. Der Wechsel des Wasserniveaus führt zur Ablagerung in den Flussbetten und an ihren Ufern von Kies-, Sand- und Thonmassen, die theilweise häufiger, theilweise seltener oder nur ausnahmsweise von Wasser wieder bedeckt werden. Solche Ablagerungen tragen eine bald mehr vergängliche, bald länger andauernde offene Vegetation, deren

Arten zum grossen Theile für solche Standorte charakteristisch sind, (Fig. 94—96).

Durch die Wasserläufe gelangen die Felstrümmer schliesslich in das Meer. Sind die Ufer des letzteren flach, so werden durch Sturmfluthen Sand, Thon und kleiner Kies bis mehr oder weniger weit jenseits der gewöhnlichen Fluthgrenze auf das Land getragen und diese Ablagerungen erhalten, wenn sie nicht durch die Winde zu sehr durchwühlt oder vom Meere wieder fortgetragen werden, schon nach wenigen



Fig. 95. Grand Cañon des Colorado. Arizona. Steiniges Flussbett. Im Hintergrund die dem Klima entsprechende Wüste. Nach einer Photographie.

Monaten einige Vegetation. Kann die letztere sich behaupten, so werden solche Neubildungen allmählich befestigt und definitiv dem Festlande angegliedert.

Unter den Strandablagerungen sind die sandigen die am stärksten entwickelten, indem der Wind den Sand tief in das Land hineintreibt als Thon oder Kies und denselben oft zu Dünen häuft. Die Formationen des sandigen Strandes und der Dünen erscheinen geeignet als Beispiele für die Vegetation der Psammophyten oder Sandpflanzen, die hier besonders stark entwickelt auftritt, zu dienen. Diese sandigen Küstenstriche am Meere gliedern sich gewöhnlich in drei Zonen, die Schorre,

zwischen den gewöhnlichen Grenzen von Ebbe und Fluth, den flachen **Mittelstrand**, oberhalb der gewöhnlichen Fluthlinie, und die **Dünen**, welche sich hügelartig zwischen Strand und Binnenland erheben.

Dünen sind nicht immer vorhanden. Manchmal erhebt sich das sandige Ufer ganz allmählich und sanft und geht ohne scharfe Grenze in Gehölz- oder Glasflurland über oder das Land erhebt sich hinter dem flachen Strande zwar plötzlich, aber ohne Dünencharakter anzunehmen. Derartiges zeigt sich theils an relativ windstillen Küstenstrichen, theils wo der Sand grobkörnig, bezw. stark mit Kies vermengt ist und daher vom Winde schwerer fortbewegt wird.



Fig. 96. Nebraska. Sandige Ablagerungen mit offener gemischter Pflanzenformation in einem Flussbett. Im Hintergrund die dem Klima entsprechende Grasflurformation (Prärie) und nackte Felsen. Photogr. des geolog. Depart. der Universität Nebraska.

Folgende Darstellung der Vegetation auf dem sandigen Meeresstrande Java's kann für die Vegetationsverhältnisse an solchen Standorten überhaupt Gültigkeit beanspruchen.

Die Südküste Java's ist stellenweise von ganz ähnlichen Dünenlandschaften bedeckt, wie sie z. B. an der Nordsee so verbreitet sind. Hinter dem sandigen, hier kalkreichen Strande erhebt sich eine erste pflanzenarme Dünenreihe, hinter welcher mehr bewachsene Dünen den Uebergang zur Binnenlandvegetation vermitteln. Nur der flache Strand und die dem Meere zunächst gelegenen Dünen zeigen in ihrer Vegetation die charakteristischen Einflüsse der Standorte. Erschwerte Befestigung am losen Substrat, erschwerte Wasserversorgung, Kampf gegen den See-

wind oder Benutzung desselben zum Transport der Früchte auf der glatten Sandfläche lassen sich aus den merkwürdigen Gestalten geradezu herauslesen.

In klarster Weise vereinigen sich die erwähnten Anpassungen bei Spinifex squarrosus, einem steifen bläulichen Gras mit grossen kugeligen Blüthen- und Fruchtständen,[1] welch' letztere aus langen radial geordneten Nadeln, den sehr langen Tragblättern, zusammengesetzt erscheinen. Spinifex bedeckt manchmal für sich allein, in zahl-



Fig. 97. Sand-Dünen bei Neu-Brighton an der Ostküste der Südinsel Neu-Seelands mit Desmoschoenus spiralis Hook. f. Nach einer Photographie von Herrn L. Cockayne.

losen, anscheinend selbständigen Stöcken, die äussersten Dünen am indischen Meere; nähere Untersuchung ergiebt in vielen Fällen, dass auch weit von einander entfernte Stöcke durch federkiel- bis fingerdicke, im Sande mehr oder weniger vergrabene Stolonen verbunden sind, die an ihren Knoten Wurzeln und Blattbüschel erzeugen. Letztere verdanken ihr fahles Aussehen, ähnlich wie unsere Sandgräser, einem Wachsüberzug.

Die Vortheile, welche eine solche Vegetationsweise an derartigen Standorten mit sich bringt, sind einleuchtend. Die kriechenden, durch

---

[1]) Vgl. die Abbildung Fig. 368 des ganz ähnlichen Fruchtstands von Spinifex hirsutus im Kapitel über die edaphischen Formationen der temperirten Zonen (III. Theil, 2. Abschnitt).

zahlreiche, tiefeindringende Wurzeln festgeankerten Sprosse bieten dem Winde weit besseren Trotz und laufen weit weniger die Gefahr, aus ihrem lockeren und beweglichen Substrat herausgerissen zu werden, als aufrechte Pflanzen. Es ist daher kein Wunder, dass viele andere Strandgewächse sich in ihrem Lebensmodus dem Spinifex anschliessen, wie die in den Tropen nahezu ubiquitäre Remirea maritima oder die noch häufigere und verbreitetere Ipomoea pes caprae (I. biloba), deren ungeheuer lange und weit bewurzelte kriechende Sprosse mit einem eng-



Fig. 98. Strand von Garden Island, Lake of the woods, Minnesota. Salix fluviatilis vorherrschend. Ausserdem: Capnoides micranthum, Chenopodium album, Polygonum ramosissimum etc. Nach einer Photogr. von Herrn Prof. MacMillan.

maschigen Netze den Sand bedecken und festhalten, oder auch die physiognomisch mit der Ipomoea pes caprae nahe übereinstimmenden Canavalia-Arten u. s. w. In der nördlichen temperirten Zone befestigt der Helm, Psamma arenaria, durch seine ungeheuer langen und reich verzweigten Rhizome den lockeren Sand der Dünen, zusammen mit anderen Gräsern, wie Elymus arenarius, Agropyrum junceum u. s. w. Allen diesen Gewächsen kommt die wichtige Eigenschaft zu, wenn sie verschüttet werden, aus dem Sande wieder herauszuwachsen.

Noch in manchen anderen Hinsichten zeigt sich bei Spinifex squar-

rosus ein enger Zusammenhang zwischen Structur und Lebensweise, z. B. im Bau der Blätter, deren Wachsüberzug und Structur die Schwierigkeiten der Wasserversorgung auf den hohen, durchlässigen, zudem salzigen Dünen zum Ausdruck bringt. Ganz besonderes Interesse beansprucht jedoch der nahezu kopfgrosse, aus steifen Borsten gebildete sphärische Fruchtstand. Zur Zeit der Reife bricht er von den abgetrockneten Stengeln ab und wird ein Spiel des Windes. Rollend und tanzend schnellt er auf der glatten Sandfläche dahin und lässt



Fig. 99. Dünen auf der Isle aux Sables, Lake of the Woods Minnesota. Populus tremuloides, Juniperus communis, Prunus pumila im Vordergrund und links; Elymus canadensis und Artemisia im Hintergrund. Auf dem Gipfel der Düne Zwergbäumchen von Celtis occidentalis und Cerasus pennsylvanica. Nach einer Photogr. des Herrn Prof. MacMillan.

seine Früchte herunterfallen. Allmählich werden die Borsten abgenutzt und der schwer beweglich gewordene Fruchtstand wird im Sande, mit dem Reste der Früchte, vergraben.

Spinifex squarrosus gehört nach seiner Wachsthumsweise zu einem sehr verbreiteten Typus. Einen Typus für sich bilden dagegen die Pandanus-Arten des sandigen Strandes, welche sich durch elastische, von den Aesten herabwachsende Stützwurzeln im beweglichen Sande festankern (Fig. 122).

Bei vielen Gewächsen des sandigen Meeresstrandes, allerdings vornehmlich bei solchen, die geschütztere Standorte bewohnen, kommen

solche in die Augen fallenden Anpassungen nicht vor. Doch sind sie im Vergleich zu anderen Pflanzen stets aussergewöhnlich reich und tief bewurzelt.

Sandige Strandformationen ähnlich denjenigen des Meeres zeigen sich auch an vielen salzigen oder süssen Binnenseen; doch pflegt die Dünenbildung, entsprechend der geringeren Windstärke und Sandmenge, schwächer ausgeprägt zu sein. Sehr eingehend und in instructiver Weise sind die betreffenden Formationen von C. MacMillan für den „Lake of the Woods,“ einen zwischen Minnesota und Canada gelegenen mittelgrossen See (ca. 1500 engl. Quadratmeilen) dargestellt worden. Die Ufer sind theils felsig, theils lehmig, theils sandig, theils von Humus bedeckt. Das Bild Fig. 98 zeigt den sandigen, flachen Strand mit einer hauptsächlich aus Weiden bestehenden Vegetation, Fig. 99 niedere, mit verschiedenartigen Gräsern und Sträuchern bewachsenen Dünen.

Selbstverständlich unterscheidet sich der sandige Strand an Süsswasserseen von demjenigen am Meere durch Armuth an Kochsalz und verleiht der Vegetation daher nur auf höheren Dünen xerophilen Charakter.

§ 4. **Uebergang der edaphischen Formationen in klimatische.** Zwischen dem nackten und harten Felsen und dem aus solchem schliesslich hervorgehenden feinkörnigen Boden, um dessen Besitz Gehölz und Grasflur sich streiten, schalten sich, nach dem Vorhergehenden, eine Reihe offener Uebergangsformationen ein, die weder Gehölz- noch Grasflurcharakter besitzen, auch im ungleichen Klima wesentlich gleiches Gepräge aufweisen und ihre Eigenart vornehmlich der mechanischen Bodenbeschaffenheit verdanken. Die Umwandlung solcher vorübergehenden Formationen in die definitiven der Gehölze und Grasfluren vollzieht sich fortwährend unter unseren Augen, allerdings so langsam, dass wir nur einen Theil der Vorgänge direkt zu beobachten im Stande sind und nur durch Vergleich ungleich alter Zustände ihre Aufeinanderfolge ungefähr errathen können. Trotz dem hohen Interesse der Entwickelungsgeschichte der Formationen ist ihr bisher nur wenig Aufmerksamkeit gewidmet worden.

Eine hervorragende Leistung auf diesem Gebiete ist Treub's Darstellung der Vegetation auf Krakatau drei Jahre nach dem bekannten Ausbruch, welcher die ganze Insel mit einem glühenden Bimstein- und Asche-Ueberzug bedeckte.

Wie bereits früher (S. 90) gezeigt wurde, bestand die Vegetation Krakatau's zur Zeit von Treub's Besuch ganz vorwiegend aus Farnen (elf Arten), während die Phanerorgamen sich nur vereinzelt und beinahe ausschliesslich auf dem Meeresstrande zeigten. Die Farne bilden demnach die erste Vegetation auf vulkanischen Inseln, — jedoch nur die

erste makroskopische Vegetation. Ihnen geht eine mikroskopische Cyanophyceenvegetation voraus, welche in dünner Schicht die ganze Oberfläche von Asche und Bimstein überzieht und den Boden für die Entwickelung der Farne vorbereitet.

Auf den Rath meines verehrten Freundes Treub besuchte ich den Vulkan Guntur (Westjava), der durch die Eruption von 1843 bis zur



Fig. 100. Beginnende Vegetation auf neuem vulkanischen Boden (Bimstein, Asche etc.) in Westjava. Nach einer Photographie.

Basis von mächtigen glühenden Trümmerhaufen bedeckt worden war.[1]) Ich fand natürlich eine viel weiter entwickelte Stufe der Vegetation, als Treub auf Krakatau, jedoch war dieselbe noch ganz offen uud im Ganzen dürftig. Bäume fehlten noch gänzlich, während strauchige und krautige Gewächse sehr verschiedener Arten vorhanden waren. Farne waren, wie auf Krakatau, an Arten und Individuen recht zahlreich, jedoch ohne die Hauptmasse der Vegetation zu bilden. Die wesent-

---

[1]) Vgl. Junghuhn Bd. II, S. 392 u. f.

lichste Rolle spielten Gewächse, die in den benachbarten Wäldern als Epiphyten wachsen, nämlich ausser verschiedenen Farnen auch viele Orchideen und das strauchige Rhododendron javanicum, welche hier eine Anzahl ihnen zusagender Bedingungen, wie hartes Substrat, feuchte Luft und reiche Beleuchtung fanden und ungestört durch Mitbewerber den Boden in Beschlag nehmen konnten. Interessant war auch das Vorkommen einer Nepenthes in zahllosen Exemplaren, deren Urnen Wasser und Insekten in so reicher Menge enthielten, dass das Fort-



Fig. 101. Aus der Camargue. Horizontale sandige Strandflächen im Ueberschwemmungsgebiet der Sturmfluthen mit erster Vegetation aus Salicornia macrostachya. Nach Flahault et Combres.

kommen der üppigen und nicht merklich xerophilen Pflanze auf derartigem Boden nicht wunderlich erschien.

Flahault und Combres haben für das über 14 000 h sich ausdehnende sandige und lehmige Tiefland der Camargue in dem Rhônedelta die allmähliche Umwandlung des nackten Bodens im Bereich der Sturmfluthen in anfangs offene, später geschlossene Pflanzenformationen dargestellt.

Ist ein flaches Strandgebiet längere Zeit dem Einfluss der Wellen entzogen geblieben, so erhält es als erste Vegetation einzelne, in weiten Zwischenräumen wachsende Stöcke von Salicornia macrostachya

(Fig. 101). Häufig wird ein solcher eben bewachsener Strand durch die Winterstürme überschwemmt und wieder jeder Vegetation beraubt; zuweilen jedoch vermögen sich die ersten Ansiedler zu behaupten und sammeln zwischen und an ihren buschigen Aesten Sand, in zwar geringer, jedoch genügender Menge, um das Auftreten einiger neuer Pflanzen, nämlich Salicornia sarmentosa, Atriplex portulacoides und Dactylis sarmentosa, zu ermöglichen. Sand und allmählich auch Humus häuft sich um solche Pflanzengruppen an, sodass dieselben nach einiger Zeit die Mitte kleiner, nur etwa ein dcm. hoher Sandhügel, der sogenannten „touradons“ bilden.



Fig. 102. Aus der Camargue. Wald von Pinus Pinea mit Juniperus phoenicea etc. als Unterholz. Die Depression in der Mitte ist hauptsächlich von psammophilem Graswuchs bedeckt. Nach Flahault et Combres.

Die „touradons“ besitzen bereits, dank dem Filze der Wurzeln und Stolonen, eine erhebliche Widerstandsfähigkeit und können auch den winterlichen Ueberschwemmungen Stand halten. Jedes Jahr bedingt eine Zunahme derselben in die Breite, sodass sie nach einigen Jahren 1—2 m Durchmesser erreichen und bereits an 20 Halophyten-Arten tragen, u. a. Inula crithmoides, Juncus-, Statice-, Plantago-Arten, verschiedene Gramineen etc. Langsam, im fortwährenden Kampfe gegen die Ueberschwemmungen, bedingen die „touradons“ eine allmähliche Hebung des Bodens, während die Regen den letzteren immer mehr aussüssen und für das Gedeihen von Nichthalophyten geeignet machen.

Sehr lehrreich sind in der Camargue auch die Dünen, welche an einzelnen Küstenstrichen parallele, durch ursprügliches Ueberschwemmungsgebiet sammt den noch erhaltenen Touradons thalartig getrennte Reihen darstellen, deren Vegetation nach dem Binnenlande hin allmählich zunimmt. Offenbar hat einmal eine Gesammterhebung des Bodens bestanden und Dünen und „touradons“ sind gleichsam als Petrefakten erhalten geblieben. Die Reihenfolge der Dünen zeigt alle Zwischenstufen, von dem ersten Anfange der Vegetation auf den äussersten Dünen bis zu den geschlossenen Formationen der innersten, wo der psammophytische Charakter sich nur noch schwach ausgeprägt zeigt.

Die Vegetation der äussersten Dünen ist dürftig, aber sehr charakteristisch. Da zeigen sich verschiedenartige Gräser, Seggen und Binsen, nebst einigen anderen Gewächsen, mit weit kriechenden und an den Knoten bewurzelten Rhizomen (z. B. Juncus maritimus, Cynodon Dactylon, Scirpus Holoschoenus, Agropyrum-Arten, Ephedra distachya, Eryngium maritimum etc.), neben Pflanzenarten mit ungeheuer tiefen Rhizomen und Wurzeln (z. B. Ammophila arenaria, Echinophora spinosa, Clematis Flammula etc.). Die meisten Arten haben hier ausser dem psammophilen auch halophilen Charakter.

Auf den ältesten Dünen, aber auch auf flacheren Erhebungen („radeaux“) gleichzeitigen Ursprungs treten die edaphischen Einflüsse stark zurück. Bäume und hohe Sträucher treten auf und die meisten Arten sind dort solche, wie sie auch fern vom Meere und auf verschiedenen Bodenarten vorkommen. Doch zeigt immerhin das Fehlen mehrerer sonst häufiger Arten, dass es sich um verhältnissmässig neuen Boden handelt.

Die Fig. 102 stellt ein Bild aus älteren Dünen dar. Die höheren Stellen sind von einem Pinienbestande eingenommen, dessen reiches Unterholz hauptsächlich von Juniperus phoenicea, ausserdem aber von anderen charakteristischen Sträuchern der Mediterranländer gebildet ist, wie Rosmarinus officinalis, Phillyrea angustifolia, Cistus salviaefolius etc. Die tieferen Stellen tragen hauptsächlich psammophilen Graswuchs.

4. Das Zusammenleben in den Formationen.

Die verschiedenen Gewächse, die zu einer Formation zusammentreten, stehen unzweifelhaft in den mannigfachsten Wechselbeziehungen unter einander, sowie zu den die Formation bewohnenden Thieren (Würmer, Insekten, Vögel u. s. w.). Die Frage nach der Natur und den Wirkungen dieser Beziehungen verspricht die wichtigsten Aufschlüsse für das ökologische Verständnis der Formationen zu liefern; doch ist sie bis jetzt nur selten und nur für einzelne Fälle in Angriff

genommen worden[1]). Die floristische Richtung in der Pflanzengeographie hat hingegen indirekt durch das Aufstellen von Listen der constant zusammenwachsenden Arten wichtige Beiträge geliefert. So zeigen sich, nach Flauhault, in Gesellschaft der Quercus Ilex in Frankreich stets noch dreizehn andere Pflanzenarten, namentlich Cistus monspeliensis und albidus, Lavandula latifolia, Thymus vulgaris u. s. w., während Fagus silvatica sich stets von folgenden Arten begleitet zeigt: Vaccinium Myrtillus, Rubus idaeus, Oxalis acetosella, Mercurialis perennis u. s. w. Hoeck hat für mehrere deutsche Formationen solche Listen aufgestellt. Dieselben haben natürlich nicht für alle Gebiete oder für alle Bodenarten Geltung, indem jeder Constellation äusserer Faktoren eine bestimmte Gruppirung entsprechen muss. Dadurch ist natürlich der Werth solcher Zusammenstellung wenigstens, wenn sie von genauen Angaben über Klima und Boden begleitet sind, nicht vermindert.

In dieselbe Categorie von Fragen gehört diejenige nach der Ursache des geselligen Wachsthum gewisser Arten und des stets isolirten Auftreten anderer. Auf die Hypothesen, welche darüber aufgestellt worden sind, näher einzugehen, erscheint überflüssig, da dieselben, ausser für einige später zu besprechende tropische Formationen, der sicheren Grundlagen noch entbehren[2]).

Auswahl der Literatur.

1. Die klimatischen Formationen.

Fliche. Un reboisement. Annales agronomiques. 1888.
Henry, Ed. La végétation forestière en Lorraine pendant l'année 1893. Revue génerale de botanique. T. 7. 1895.
Junghuhn. Java. Deutsch von Hasskarl. Bd. 1 und 2. Leipzig 1854.
Kihlman, A. O. Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland. Acta Soc. pro Fauna et Flora fennica. 1890.
Koorders, S. H. I. Waarnemingen over spontane reboisatie op Java. Teysmannia 1894.
— II. Jets over spontane reboisatie van verlaten Koffietuinen op het Midangan-gebergte etc. Tijdschrift voor Nijverheid en Landbouw. Deel XLIX. Afl. 5 en 6. 1894.
— III. Beobachtungen über spontane Neubewaldung auf Java. Forstlich-Naturw. Zeitschr. 1895.
Woeikof, A. v. Beiträge zur Kenntniss der Wald- und Regenzonen des Kaukasus. Zeitschr. d. Gesellsch. für Meteorologie. 1871. Bd. VI.

---

[1]) Schimper, l. c.

[2]) Vgl. darüber z. B. de Candolle l. c., Warming l. c. S. 106, namentlich Brandis l. c.

Man vergleiche ausserdem die Kapitel: Gehölzklima und Grasflurklima in den Tropen, Gehölzklima und Grasflurklima in den temperirten Zonen, die Wüsten der temperirten Zonen im dritten Theile.

2. Die edaphischen Formationen.

Altenkirch, G. Studien über die Verdunstungserscheinungen in der trockenen Geröllflora Sachsen's. Engler's Botan. Jahrb. Bd. XVIII.

Buchenau, F. Ueber die Vegetationsverhältnisse des „Helms“ (Psamma arenaria) und der verwandten Dünengräser. Abhandl. d. naturw. Vereins zu Bremen. Bd. X. 1889.

Drude, O. Ueber die Principien in der Unterscheidung von Pflanzenformationen. Engler's Botan. Jahrb. Bd. XI. 1889.

— Deutschlands Pflanzengeographie. I. Teil. 1895.

Erikson, Joh. Studier öfver sandfloran i östra Skåne. Bihang till k. svenska vet.-akad. Handlingar. Bd. 22. Afd. III. 1896. Mit deutschem Resumé (Xerophile Structur der Sandpflanzen).

— Ueber negativ-geotropische Wurzeln bei Sandpflanzen). Botanisches Centralblatt Bd. LXI. 1895.

Flahault, Ch. Distribution des végétaux dans un coin du Languedoc. Montpellier 1893.

Flahault, Ch. et Combres, P. Sur la flore de la Camargue et des alluvions du Rhône. Bullet. de la société botanique de France. T. 41. 1894.

Graebner, P. Studien über die norddeutsche Heide. Engler's Botan. Jahrb. Bd. XX. 1895.

MacMillan, C. I. On the formation of circular muskeag in Tamarack swamps. Bullet. of the Torrey Botanical Club. Vol. 23. 1896.

— II. Observations on the distribution of plants along shore at Lake of the Woods. Minnesota Botanical studies. Geolog. and Nat. hist. survey of Minnesota. Minneapolis 1897.

Nägeli, C. I. Bedingungen des Vorkommens von Arten und Varietäten innerhalb ihres Verbreitungsbezirkes. Sitzb. d. k. bayr. Akad. d. Wiss. München 1865.

— II. Verdrängung der Pflanzenformen durch ihre Mitbewerber. Ibid. 1872.

Schimper, A. F. W. Die indo-malayische Strandflora. Bot. Mittheil. a. d. Tropen. Jena 1891.

Sendtner, O. Die Vegetationsverhältnisse Südbayerns. 1854.

Treub, M. Notice sur la nouvelle flore de Krakatau. Annales du jardin bot. de Buitenzorg. Vol. VII. 1888.

Warming, E. I. De psammofile Vegetationer i Danmark. Vidensk. Meddelelser naturh. Forening. Kjöbenhavn 1890.

— II. Exkursionen til Fanö og Blaavand i Juli 1893. Bot. Tidsskr. XIX.

— III. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie etc. Deutsche Ausgabe von Knoblauch. Berlin 1896.

Vergleiche ausserdem die Kapitel: Edaphische Wirkungen in den Tropen und: Edaphische Wirkungen in den temperirten Zonen im dritten Theile.

3. Das Zusammenleben in den Formationen.

Brandis, D. (Gesellig wachsende Holzgewächse). Sitzungsber. d. Niederrh. Ges. für Natur- und Heilk. zu Bonn. 5. März 1894.

de Candolle, A. Géographie botanique, raisonnée. Tome I. S. 460.

Flahault, Ch. Projet de carte botanique, forestière et agricole de la France. Bullet. de la soc. botanique de France. T. XLI. 1894.

— Au sujet de la carte botanique, forestière et agricole de France etc. Annales de géographie. 1896.

Höck, F. I. Pflanzen der Schwarzerlenbestände Norddeutschlands. Engler's Botan. Jahrbücher Bd. 22.

— II. Die Flora der Nadelwälder Norddeutschlands. Die Natur. 1892.

— III. Laubwaldflora Norddeutschlands. Forschungen zur deutschen Landes- und Volkskunde. IX. Stuttgart 1896.

— IV. Begleitpflanzen der Buche. Botan. Centralbl. 1892.

— V. Begleitpflanzen der Kiefer in Norddeutschland. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. XI. 1893.

Schimper, A. F. W. Die epiphytische Vegetation Amerika's Jena 1888.

Warming, E. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 1896. S. 105.

II. Die Genossenschaften.

1. Die Lianen. Spreizklimmer, Wurzelkletterer, Windepflanzen, Rankenpflanzen. Geographische Verbreitung der Lianen. **2. Die Epiphyten.** Oekologische Existenzbedingungen. Uebergang der terrestrischen in die epiphytische Lebensweise. Aussäungsvorrichtungen. Geographische Verbreitung der Epiphyten. **3. Die Saprophyten.** Vertheilung auf die Pflanzenfamilien. Zusammenhang zwischen Structur und Lebensweise. Geographische Verbreitung. Hemisaprophyten. **4. Die Parasiten.** Hemiparasiten und Holoparasiten. Aehnlichkeit mit den Saprophyten. Absorptionsorgane: Die Haustorien. Vertheilung auf die Familien. Geographische Verbreitung.

Zerstreut unter den Gewächsen, welche den Boden in Beschlag nehmen und die eigentlichen Formationsbildner darstellen, befinden sich beinahe stets solche abweichender Lebensweise, welche unterschiedslos als accessorische Bestandtheile der verschiedensten Formationen auftreten, ohne jemals für sich solche zusammenzustellen. Sie vermögen in der That das letztere nicht, da sie für ihre Existenz von anderen Pflanzen abhängig sind. Jeder dieser Gruppen von Gewächsen kommt eine charakteristische, mit der Lebensweise zusammenhängende Tracht zu, welche zwar unter dem Wechsel der äusseren Bedingungen manche Modificationen erfährt, aber in den Hauptzügen stets die gleiche bleibt. Solche ökologischen Gruppen werden Genossenschaften[1] genannt. Es sind deren vier: Die Lianen, die Epiphyten, die Saprophyten und die Parasiten.

Der Uebergang zwischen den Formationsbildnern und den Genossenschaften ist durch die im vorhergehenden Capitel besprochenen Lithophyten vermittelt, welche für sich Formationen bilden, aber auch als Nebenbestandtheile anderer Formationen, auf zerstreuten Felsblöcken und Steinen auftreten. Die Lithophyten zeigen namentlich zu den Epiphyten nahe Beziehungen und viele Gewächse kommen sowohl auf Felswänden wie auf Baumrinden vor.

[1] Schimper l. c. S. 8.

1. Die Lianen.[1]

Während man früher nur kletternde Holzgewächse als Lianen bezeichnete, fasst H. Schenck unter dieser Bezeichnung alle Gewächse zusammen, „die im Erdboden wurzeln und mit langgliedrigen Stengeln sich anderer Gewächse als Stützen bedienen, um ihr Laubwerk und ihre Blüthen vom Boden zu erheben und in eine zum Licht günstige Lage zu bringen. Sie umfassen sowohl Holzpflanzen mit immergrünen Blättern, als auch laubabwerfende Klettersträucher, ferner Formen mit krautigen Stengeln, welche nur eine Vegetationsperiode aushalten oder mit unterirdischen Organen perenniren."[2] Dass die Stützen andere Pflanzen sein müssen, ist nur dadurch bedingt, dass, in der Natur, nur solche die für das Klettern der meisten Lianen nöthige Gestalt besitzen; auf die letztere allein kommt es an und nicht auf die chemische Natur der Stütze, welche, wie es die Culturen zeigen, aus dem verschiedensten Material bestehen kann. Uebrigens kommen gewisse Lianenformen in der Natur auch an Felsen kletternd vor; doch ist ihre Zahl eine relativ geringe.

Die Lianen können nach dem Klettermodus in vier Gruppen eingetheilt werden, nämlich in Spreizklimmer, Wurzelkletterer, Windepflanzen und Rankenpflanzen.[3]

Die Spreizklimmer sind der Mehrzahl nach Sträucher, die sich von anderen Sträuchern im einfachsten Falle nur durch die langen spreizenden Zweige unterscheiden, welche ohne active Befestigung sich auf andere Zweige stützen. Vielfach wird das Klettern dieser Gewächse durch Stacheln oder Dornen unterstützt, ohne dass man die letzteren als Anpassungen an kletternde Lebensweise deuten dürfte, z. B. bei Rosen und Brombeeren. Während die meisten Spreizklimmer die unterste Stufe der Lianen darstellen, gibt es unter ihnen auch Formen mit sehr vollkommenen, wenn auch passiven Vorrichtungen, wie die Palmlianen der Tropenwälder, die an anderer Stelle geschildert werden sollen.

Die Wurzelkletterer bilden eine kleine Gruppe, deren Vertreter durch Vermittelung am Substrat befestigter Luftwurzeln emporwachsen. Solche Haftwurzeln sind in manchen Fällen kurz und dünn, z. B. beim Epheu. In anderen Fällen erreichen sie die Dicke eines Federkiels bei einer Länge von 2—3 dcm und umklammern reifartig cylindrische Stützen. So starke Entwickelung der Haftwurzeln zeigt sich nur bei tropischen Formen, wie Vanilla, vielen Araceen (Monstera, Philodendron) etc.

Bei den Windepflanzen wachsen die Axen vermöge eines ein-

[1] H. Schenck I u. II.

[2] Schenck I. S. 2.

[3] Schenck I. S. 5.

seitigen Transversalgeotropismus, der später in negativen Geotropismus übergeht, schraubenartig um dünne Stützen empor. Zu ihnen gehören eine Menge allbekannter krautiger Kletterpflanzen, wie Hopfen, Bohnen, Winden, aber auch viele Holzlianen, z. B. das Geisblatt, Lonicera periclymemum, die viel cultivirte Wistaria sinensis (Glycine), Aristolochien etc.

Die formenreichste Gruppe ist diejenige der Rankenpflanzen, in welcher reizbare, bei Berührung mit einer Stütze sich um dieselbe krümmende Organe das Klettern ermöglichen, Morphologisch sind die Ranken Blätter oder Axen. Oekologisch sind sie überaus verschiedenartig, sodass man, mit Schenck, die Rankenpflanzen im weitesten Sinne nach dem Modus des Kletterns in sechs Untergruppen eintheilen kann.



Fig. 103. Securidaca Sellowiana Klotzsch. Rankende Seitenzweige. $^2/_3$ nat. Gr. Nach H. Schenck.

Bei den Blattkletterern ist ein Theil (Stiel, Spreite) des im Uebrigen nicht modificirten Blattes mit der zum Ranken nöthigen Reizbarkeit ausgestattet; so ist z. B. Clematis Vitalba ein Blattstielkletterer, Fumaria officinalis in ihren Var. Wirtgenii und vulgaris ein Blattspreitenkletterer, Flagellaria indica, eine in den Tropen der alten Welt häufige Monocotyle, ein Blattspitzenkletterer.

Bei den Blattfadenrankern ist das Blatt oder ein Theil desselben als fadenförmiges, nur noch als Ranke dienendes Organ ausgebildet. Die Erbse und andere Vicieen, die Cucurbitaceen etc. sind Blattfadenranker.

Die Gruppe der Zweigkletterer[1]) stellt wie diejenige der Blattkletterer eine phylogenetisch tiefe Stufe dar. Die kletternden Zweige unterscheiden sich in den am wenigsten angepassten Fällen von gewöhnlichen Zweigen nur durch ihre Reizbarkeit und sind mit normalen Seitenzweigen und Blättern versehen (Fig. 103—104).

Die Zweigkletterer sind auf die Tropen und die Grenzgebiete der-

[1]) Diese und die folgende Gruppe wurden zuerst von Fr. Müller unterschieden und geschildert.

selben beschränkt. Beispiele befinden sich unter den Polygalaceen Papilionaceen, Mimosaceen, Connaraceen etc.

Auch die beiden folgenden Gruppen sind tropisch und entbehren allgemein bekannter Vertreter.

Die Kletterorgane der Hakenklimmer[1]) sind metamorphosirte Dornen oder Blüthenstiele, die, nach dem Erfassen der Stütze, eine beträchtliche Verdickung erfahren. Beispiele: Manche Anonaceen, Loganiaceen, Dipterocarpaceen, Rubiaceen etc. (Fig. 105).

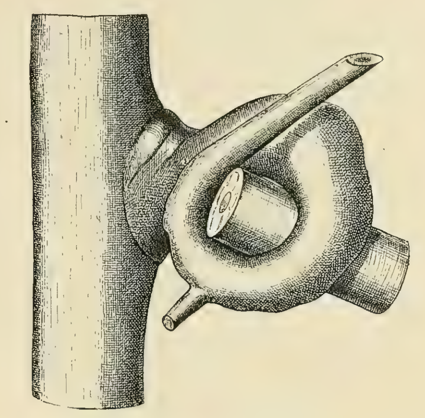


Fig. 104. Dalbergia variabilis Vog. Alter, stark verdickter gerankter Ast. $^2/_3$ nat. Gr. Nach H. Schenck.

Die Uhrfederranker[2]) haben dünne, spiralig eingerollte nackte Kletterorgane, welche in Folge des Contaktreizes dicker und härter werden. Beispiele: Mehrere Rhamnaceen, Sapindaceen etc. (Fig. 106—107).

Die umfangreichste Gruppe unter den mit Achsenranken versehenen Gewächsen ist diejenige der Achsenfadenranker, deren Kletterorgane mit den Blattfadenranken äusserlich sowie in den physiologischen Eigenschaften oft nahe übereinstimmen; doch verräth sich ihre Achsennatur manchmal ausser durch die Stellung noch durch die Anwesenheit rudimentärer Blätter (z. B. Weinstock). Die Gruppe umfasst viele Arten namentlich aus den Familien der Vitaceen, Passifloraceen etc.

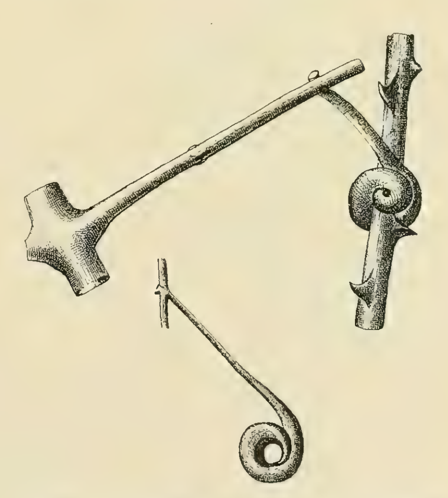


Fig. 105. Strychnos triplinervia Mart. Aeltere, verholzte und verdickte Kletterhaken.

Der Lianenstamm ist stets nach demselben ökologischen Princip gebaut; sein Holzkörper ist nicht wie im Baumstamm compakt und glatt, sondern in mannigfacher Weise zerklüftet oder sogar in einzelne Stränge aufgelöst. Dadurch

[1]) Namentlich von Treub untersucht.

[2]) Zuerst von Schenck unterschieden.

kommen mannigfache Anomalien zu Stande, von welchen die Figuren 108—110 eine Vorstellung geben mögen. Auf näheres Eingehen auf dieselben muss an dieser Stelle verzichtet werden.[1])

Ausgezeichnet sind die Lianen ferner durch die beträchtliche Länge und Breite ihrer Leitungsröhren, Gefässe wie Siebröhren, wodurch die Leitung des Rohsafts in den ersteren und der Eiweisstoffe in den letzteren in dem oft ungeheuer langen Stamme erleichtert wird.

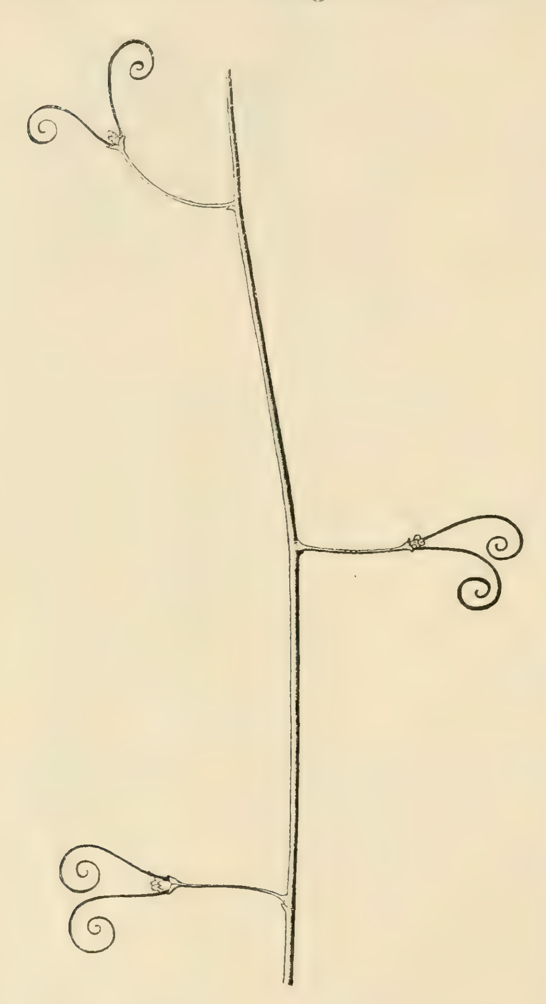


Fig. 106. Zweig von Bauhinia sp. (Blumenau) mit Uhrfederranken. 2/3 nat. Gr. Nach H. Schenck.

Lianen gedeihen beinahe unter allen Klimaten; sie fehlen nur in den polaren Gebieten und in der alpinen Region der Hochgebirge, wo gewisse klimatische Elemente der Erzeugung langer Axen ungünstig sind. (Vgl. Thl. III Abschnitt 3 und 4.) Die Genossenschaft bewohnt demnach ein ungeheures Areal, jedoch in sehr ungleichmässiger Weise. Bei weitem der Mehrzahl nach sind die Lianen Bewohner der Tropen und einiger Nachbargebiete von tropischem Klima (Südbrasilien, Südflorida etc.). Nach einer Schätzung, welche, nach Schenck, unter der Wirklichkeit bleiben dürfte, würden etwa 10/11 der Lianen tropisch sein. Auch in den Tropen ist die Verteilung der Lianen eine sehr ungleiche; die meisten stattlichen holzigen Formen zeigen sich nur in den feuchten Regenwäldern und Monsunwäldern,[2]) während trockene Gehölze und Savannen bei-

[1]) Dieselben sind von Schenck (II) eingehend geschildert und prächtig illustrirt worden. Eine kurze Darstellung im Lehrbuch der Botanik, 3. A., S. 112 u. f.

[2]) Vgl. Thl. III 1, Abschn. III.

nahe nur dünnstämmige, vornehmlich aber krautige Formen aufzuweisen haben.

Ausserhalb der Tropen treten Lianen vornehmlich in den temperirten Regenwäldern auf (Süd-Japan, Neu-Seeland, Süd-Chile), seltener und weniger formenreich in sehr feuchten Sommerwäldern[1] (Mitteljapan, Atlantisches und mittleres Nordamerika), ohne auch nur annähernd solche Mannigfaltigkeit zu zeigen, wie in den Tropen.

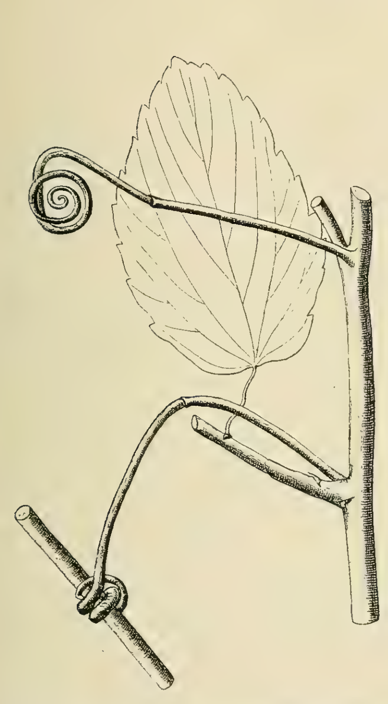


Fig. 107. Gouania urticaefolia Reiss. Mit Uhrfederranken. $^2/_3$ nat. Gr. Nach H. Schenck.

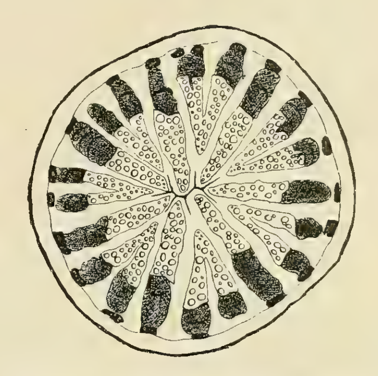


Fig. 108. Querschnitt durch den Stamm von Anisosperma Passiflora Manso. $^{3.2}/_1$.

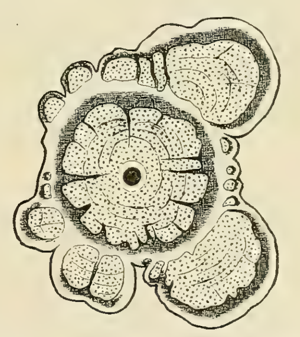


Fig. 109. Querschnitt durch den Stamm von Dalechampia ficifolia Lam. Nat. Gr. Nach H. Schenck.

2. Die Epiphyten[2].

Epiphyten nennt man Gewächse, die auf anderen Pflanzen keimen und sich entwickeln, ohne, wie die echten Schmarotzer oder Parasiten, mit welchen sie oft verwechselt werden, sich auf Kosten der Substanz ihres Wirthes zu ernähren.

---

[1]) Vgl. Thl. III. 2. Abschn. [2]) Schimper l. c.

Bei solcher Lebensweise ist die Beschaffung der nöthigen Nährstoffe mit grossen Schwierigkeiten verknüpft. Noch mehr als der Gefahr des Verhungerns sind die Epiphyten, als ganz oberflächliche Gewächse. derjenigen des Austrocknens ausgesetzt und sind daher auf Gebiete beschränkt, wo lange andauernde Trockenheit unbekannt ist, ausser wenn sie mit dem Vermögen ausgestattet sind, im lufttrocknen Zustande zu existiren, eine Eigenschaft, welche vielen Moosen und Flechten zukommt, dagegen den Farnen und Phanerogamen, trotz der Fähigkeit einiger Arten, weitgehenden Wasserverlust zu ertragen, allgemein zu fehlen scheint. Die epiphytische Genossenschaft zeigt daher, je nach dem Klima, ungleiche systematische Zusammensetzung, Mannigfaltigkeit und Ueppigkeit.

Gebiete, in welchen ein Vertrocknen der Gewächse durch Wassermangel ausgeschlossen ist, sind auf die Tropen beschränkt. Die Regenwälder der Tropen sind immer feucht; schon weit weniger gilt dasselbe von den Regenwäldern der warmtemperirten Zonen und gar nicht mehr von den Sommerwäldern höherer Breiten, denn die Winterkälte stellt eine Periode physiologischer Trockenheit dar, welche, auch bei reichsten Niederschlägen, der Wasserversorgung mehr entgegenwirkt, als mit Wärme verbundene grosse Trockenheit. Im letzteren Falle ist die Verdunstung zwar noch grösser, aber die Wasseraufnahme ist nicht verhindert und der nächliche Thau kommt den oberflächlichen Wurzeln der Epiphyten direkt zu gute, während im letzeren Falle dem Wasserverlust des Epiphyten gar keine Wasserzufuhr entgegensteht, da die gefrorene oder doch wenigstens sehr kalte frei liegende Wurzel wohl verdunstet, aber nichts aufnimmt.

Solchen Existenzbedingungen entsprechend, gehört die grosse Masse der Epiphyten den tropischen Regenwäldern an. Nur da überziehen sie in üppiger Fülle Stämme und Aeste, manchmal sogar die Blätter der Bäume, und erreichen häufig baumartige Dimensionen. In den Gebieten mit ausgeprägten Trockenperioden und auf den einzelnen Bäumen der Savannen sind die Epiphyten entweder gar nicht oder nur spärlich und in relativ wenigen Formen vorhanden. Letztere sind Flüchtlinge der Regenwälder und ihre Anwesenheit ist stets ein Zeichen, dass die Trockenperiode nicht lang oder, wie in den Monsunwäldern, mit reicher Thaubildung verknüpft ist.

Die Entstehung der Epiphytengenossenschaft in den tropischen Regenwäldern dürfte in folgender Weise vor sich gegangen sein: Manche Pflanzen des Waldbodens vermögen auch auf rissigen Stämmen, in Gabelungen der Aeste und an anderen Stellen, wo sich Humus ansammelt, sich anzusiedeln und zu gedeihen. So verhalten sich in den Tropen z. B. verschiedene Solanaceen, Melastomaceen, Farne u. s. w. Aus solchen zufälligen Epiphyten gingen die echten Epiphyten hervor, in-

dem manche dieser Pflanzen ihre Existenz dieser Fähigkeit verdankten, welche ihnen einen sicheren Hort ausserhalb des Kampfplatzes verschaffte. Auf den Bäumen blieb nämlich die Concurrenz auf wenige Arten beschränkt, indem die Fähigkeit, als Epiphyt existiren zu können, bestimmte und keineswegs verbreitete Eigenschaften voraussetzt. So keimen auf den Bäumen natürlich nur solche Pflanzen, deren Samen nicht bloss der horizontalen, sondern auch der vertikalen Verbreitung fähig sind, und letztere setzt Anpassungen an die baumbewohnenden Thiere und an den Wind voraus. Ferner müssen die Samen sehr klein sein, damit sie in enge Spalten eindringen können und, im Falle der Verbreitung durch den Wind, ausserordentlich leicht, da die vertikalen Luftströmungen im Walde schwach sind. Die Samen der Epiphyten entsprechen thatsächlich allen diesen Bedingungen; sie sind stets klein und entweder von saftigen Hüllen umgeben (z. B. Araceen, viele Bromeliaceen, Rubiaceen, Melastomataceen, Feigen, Cactaceen, Gesneraceen etc.) oder sie sind von aussergewöhnlicher staubartiger Leichtigkeit, wie die Sporen der Farne oder die Orchideensamen, oder sie sind, trotz sehr geringer Dimensionen, mit den geeignetsten Flugapparaten versehen (Rhododendron, viele Bromeliaceen, Asclepiadaceen, Gesneraceen, Rubiaceen etc.). Ferner sind alle Gewächse von Anfang an im Vortheil die viele Nebenwurzeln erzeugen und die mit relativ wenig Wasser vorlieb nehmen. So war die Zahl der Arten, die ihre Zuflucht auf den Bäumen finden konnte, eine relativ geringe und der Sieg gegen die Concurrenten von anderen Bedingungen, als auf dem Boden, abhängig.

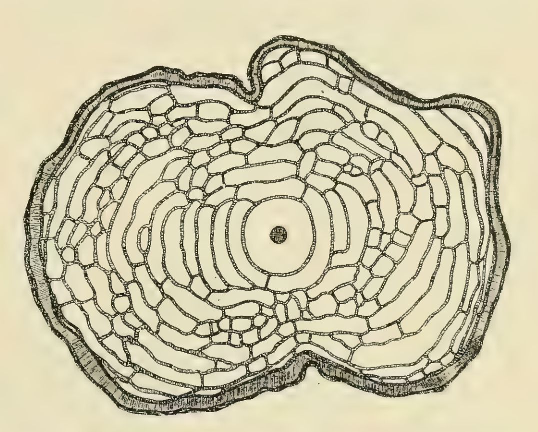


Fig. 110. Querschnitt durch den Stamm von Securidaca lanceolata St. Hil. Nat. Gr. Nach H. Schenck.

Bei denjenigen Arten, welche sich auf dem Boden gar nicht mehr behaupten und daher nur noch als Epiphyten ferner existiren konnten, wurden natürlich die Eigenschaften gezüchtet, welche für Lebensweise auf Bäumen besonders geeignet waren; sie wurden der letzteren angepasst. Namentlich wurde jede Eigenthümlichkeit, die einen Epiphyt in den Stand setzte, nach aufwärts, d. h. nach dem Lichte, fortzuschreiten, erhalten und weiter ausgebildet. In erster Linie handelt es sich dabei um Schutzmittel gegen Wasserverlust, da jede Etappe des Wegs von der Basis zum Gipfel des Baumes nicht bloss mehr



Fig. 111. Eine epiphytische Orchidee, Jonopsis paniculata Ldl., auf einem Orangenzweig. Blumenau, S.-Brasilien. Nat. Gr.

Licht, sondern auch mehr Trockenheit bringt. Die auf der Basis der Baumstämme im Regenwalde wachsenden Epiphyten sind hygrophil, die auf den höchsten Baumästen befindlichen xerophil. Das Ganze

zeigt das Gepräge des allmählichen Steigens aus dem tiefen Schatten zum Sonnenlichte, aus der nasskühlen Luft des Waldinnern in die trockenheisse der Waldoberfläche.

Die xerophilen sonnenliebenden Epiphyten der Baumgipfel vermögen, obwohl sie Nachkommen hygrophiler Schattenpflanzen darstellen, den Regenwald zu verlassen. Dank ihrer veränderten Eigenschaften sind sie im Stande, ganz offene Gegenden zu bewohnen. So wanderten sie aus den Regenwäldern aus und colonisirten die Gebiete mit ausgeprägten Trockenzeiten, namentlich Monsunwälder, Savannen und Savannenwälder. Nur da wurde ihrem Gedeihen eine Schranke gestellt, wo die Trockenheit viele Monate dauerte, ohne durch reichliche Thaufälle regelmässig unterbrochen zu werden; doch vermochten sie sich auch da noch am Rande der Gewässer dauernd anzusiedeln. Vollkommener wurde der Wanderung der tropischen Epiphyten durch die Winterkälte Halt geboten. Nur einzelne mit besonders grosser Resistenz gegen Trockenheit und Kälte ausgerüstete Arten, wie Tillandsia usneoides und Polypodium incanum in Nordamerika, vermochten die Gebiete der kalten Winter eben noch zu betreten.

Die tropischen Regenwälder sind die bei weitem wichtigsten Bildungsheerde der Epiphytengenossenschaft gewesen und ihre Erzeugnisse sind bis weit in die warmtemperirten Zonen Nordamerikas, Argentiniens, Japans, Australiens eingedrungen. Jedoch finden wir auch in den temperirten Zonen zwei allerdings kleine autochthone Bildungsheerde höherer Epiphyten, nämlich in den wenig ausgedehnten temperirten Regenwäldern Süd-Chiles und Neu-Seelands. Hier sind aus temperirten Phanerogamen und Farnen wirklich temperirte höhere Epiphyten hervorgegangen.

Ausserhalb dieser Gebiete findet man als autochthone Epiphyten nur kleine Algen, Flechten und Moose, d. h. Gewächse, welche, dank ihrer Fähigkeit, im lufttrockenen Zustand monatelang zu existiren, sogar den trocknenden Wirkungen andauernder Winterkälte widerstehen. Aber auch sie zeigen sich nur in feuchten Gebieten, namentlich im nebelreichen Klima oder in der Nähe der Gewässer, reich und üppig entwickelt. Bodenpflanzen kommen, wie in den Tropen, auch bei uns, gelegentlich in Höhlungen alter Bäume vor; sie befinden sich aber nur da, wo grössere Erdmengen die Entwickelung echter Bodenwurzeln ermöglichen und dürfen in keiner Weise zu den Epiphyten gerechnet werden.

Die mannigfachen Vorrichtungen, durch welche höhere Epiphyten sich an ihre Lebensweise anpassten, sind mit den Existenzbedingungen in den Regenwäldern so eng verknüpft und für dieselben so charakteristisch, dass sie erst mit ihnen zur Behandlung kommen sollen. Es sei nur noch erwähnt, dass dieselben in erster Linie zu den Farnen und Orchideen, in Amerika noch ganz besonders zu den Bromeliaceen gehören.

3. Die Saprophyten.

Als Saprophyten wird eine Gruppe von Gewächsen bezeichnet, die des Chlorophylls entbehren und daher auf organische Nährstoffe angewiesen sind. Sie schöpfen die letzteren aus todter pflanzlicher und thierischer Substanz und zwar, bald in mehr, bald in weniger fortgeschrittener Zersetzung derselben, je nach der Art.

Die Saprophyten gehören der überwiegenden Mehrzahl nach zu den Bacterien, Myxomyceten und Pilzen, im Übrigen zu den Phanerogamen. Andere Pflanzenklassen sind unter ihnen nicht vertreten. Der Art ihrer Ernährung entsprechend, müssen sie, vielleicht mit Ausnahme der Bacterien, von grünen assimilirenden Pflanzen abstammen. Bei den Phanerogamen knüpfen noch zahlreiche Abstufungen die rein anorganische Ernährung mit der rein organischen. Die erste Stufe ist in dem Auftreten der Mycorhiza bezeichnet, durch welche die Phanerogamen und Farne erst in den Stand gesetzt wurden, die organischen Humusbestandtheile zu verwerthen. Zunehmende Abhängigkeit vom Mycorhiza-Pilze, dessen Rolle von derjenigen eines blossen Stickstofflieferanten zu derjenigen eines Gesammtlieferanten überging, führte durch zahlreiche Zwischenstufen zu der rein saprophytischen Lebensweise. Die letztere verlieh den betreffenden Gewächsen die Fähigkeit, Standorte zu besiedeln, an welchen, wegen ungenügender Beleuchtung, grüne Pflanzen nur noch kümmerlich oder gar nicht mehr existiren können. Wie die Halophyten, die Epiphyten etc. sind auch die Saprophyten Flüchtlinge des Kampfes ums Dasein.

Trotz der weiten Verbreitung der Mycorhiza haben nur eine relativ geringe Zahl von Phanerogamen aus wenigen Familien die rein saprophytische Lebensweise angenommen. Der Mehrzahl nach sind es Monocotylen und zwar vorwiegend Orchideen; ausserdem ist die kleine Familie der Burmanniaceen vorwiegend, diejenige der Triuridaceen ausschliesslich saprophytisch. Unter den Dicotylen besitzen nur die Gentianaceen und Monotropeen saprophytische Arten.

Die Veränderung der Ernährungsweise bedingte solche der Structur und der Oekologie der Pflanze. Als unnütz gewordener Bestandtheil wurde das Chlorophyll unterdrückt oder in andere, anscheinend mit dem Chlorophyll verwandte, braune, gelbe oder ziegelrothe Pigmente umgewandelt, welche vielen Saprophyten eine lebhafte, in ihrer ökologischen Bedeutung, falls eine solche überhaupt vorhanden ist, noch nicht erkannte Färbung verleihen. Gleichzeitig mit dem Chlorophyll wurden die mit demselben functionell zusammenhängenden Organe reducirt, nämlich die Laubflächen, die bei den Saprophyten nur noch kleine Schuppen darstellen, die Spaltöffnungen, welche sogar bei einigen Arten verschwanden, die trachealen Bahnen, deren Stelle nur noch

wenige enge Gefässe und Tracheiden einnehmen. Das unterirdische System ist entsprechend der verminderten Transpiration schwächer entwickelt, als bei grünen Pflanzen und besitzt in vielen Fällen ein korallenartiges Aussehen. Die Mycorhiza ist in ihm wohl entwickelt. Die Blüthen weichen begreiflicherweise von denjenigen der nichtsaprophytischen Verwandten nicht wesentlich ab; ihre Farbe stimmt häufig mit derjenigen der Vegetationsorgane überein. Die Eigenthümlichkeiten der Samen sind ökologisch noch nicht aufgeklärt. Dieselben sind sehr zahlreich, von winziger Grösse und besitzen einen ungegliederten wenig entwickelten Keim.

Die Saprophyten sind nicht wie die Lianen und namentlich die Epiphyten an bestimmte klimatische Bestimmungen geknüpft, sondern zeigen sich, wenigstens in ihren systematisch niederen Formen, in allen Klimaten, während höhere Formen die feuchteren Klimate vorziehen und hauptsächlich schattige Plätze bewohnen. Ihre grösseren Formen zeigen sich ganz vornehmlich in Wäldern, in welchen Saprophyten überhaupt einen wesentlichen, wenn auch nur theilweise leicht sichtbaren Teil der Vegetation bilden. Die am meisten in die Augen fallenden und häufigsten Saprophyten sind bei uns die Hutpilze; viel seltener sind die Phanerogamen. Aber erst genauere Untersuchung lehrt, dass der Humus von feinen Mycelfäden ganz durchsetzt ist und dass alle todten Stämme, Aeste und Blätter eine reiche saprophytische Thallophytenflora ernähren.

Die Hemisaprophyten nähern sich in ihrer Gesammtstructur den echten Saprophyten um so mehr, als ihr Chlorophyllapparat mehr reducirt ist. Coralliorrhiza innata und Limodorum abortivum, zwei chlorophyllarme Humusorchideen, sind durch ihre auf Schuppen reducirten Blätter, die erstere auch durch ihr korallenartiges wurzelloses Rhizom, das zweite durch seine violette Färbung, Holosaprophyten sehr ähnlich. Das letztere gilt in noch höherem Grade von der chlorophyllarmen Lecanorchis javanica, die ich auf Java beobachtete. Die Gentianacee Obolaria virginica möchte ich hingegen als zu einer tieferen Stufe des Uebergangs zur saprophytischen Lebensweise gehörig betrachten. Ich fand das zierliche Pflänzchen häufig auf dem tiefen Humus sehr schattiger Wälder bei Baltimore und es fiel mir auf, dass sie, im Gegensatz zu anderen Schattenpflanzen, einen fleischigen Stengel und sehr kleine Blätter besass.

4. Die Parasiten.

Die Parasiten oder Schmarotzer entnehmen ihre Nährstoffe theilweise oder ausschliesslich anderen lebenden Organismen, Pflanzen oder Thieren. Mit den Saprophyten theilen sie die Eigenthümlichkeit, dass

sie ihren Kohlenstoff theilweise oder ganz in organischen Verbindungen erhalten und die Kohlensäure der Luft in entsprechendem geringen Maasse, bezw. gar nicht assimiliren. Der letztere Umstand hat in beiden Fällen ähnliche Folgen für die der Verarbeitung der Kohlensäure dienenden Glieder gehabt. Wie die Hemisaprophyten, sind auch die Hemiparasiten, welche nur einen Bruchtheil ihres Kohlenstoffbedarfs in organischer Form decken, in Bezug auf Chlorophyllgehalt und Laubbildung autotrophen Gewächsen noch mehr oder weniger ähnlich, während die Holoparasiten, die ganz und gar auf Kosten der organischen Substanz ihres Wirthes leben, ähnlich wie die Holosaprophyten, chlorophyllfrei sind und, falls sie Phanerogamen sind, an Stelle der Laubblätter Schuppenblätter entwickeln. Alle möglichen Abstufungen verbinden die beiden Hauptgruppen der Parasiten.

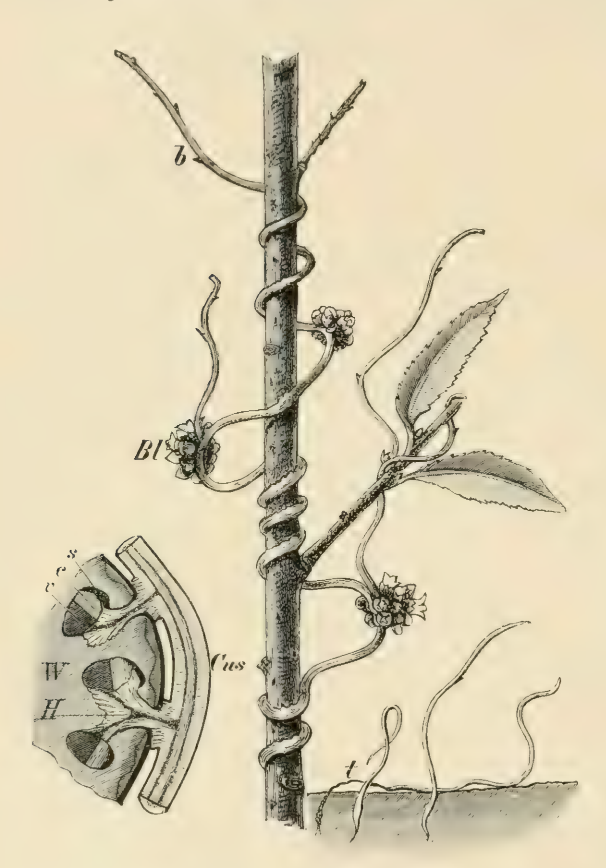


Fig. 112. In der Mitte ein Weidenzweig, umwunden von der schmarotzenden Cuscuta europaea. *b* reducirte Blätter, *Bl* Blüthe. Links: Verbindung des Schmarotzers mit der Wirthpflanze. *WH*: die Haustorien, *vcs* die Gefässbündel des Wirths. Rechts: Keimlinge. B. L.

Das Fehlen, bezw. die Reduction der sonst der Assimilation des Kohlenstoffs dienenden Organe verleiht den Holosaprophyten und Holoparasiten eine grosse habituelle Aehnlichkeit. Doch hat der Parasitismus in einigen Fällen einen noch weitergehenden modificirenden Einfluss auf den pflanzlichen Organismus gehabt, als der Saprophytismus. So giebt es parasitische Phanerorganen, welche auf Wurzeln und Blüthen reducirt sind (Rafflesiaceen, Pilostyles etc.), solche von pilzartiger, an diejenige von Blüthenpflanzen gar nicht mehr erinnernder Gesammtgestalt (Balanophoraceen, Lennoaceen). Derartige extreme Formen zeigen sich auch in Blüthen- und Frucht-

bildung durch die parasitische Lebensweise derartig verändert, dass ihre systematische Stellung, obwohl es sich um die Nachkommen autotropher Pflanzenformen handelt, nicht mehr mit Sicherheit ermittelt werden kann.

Begreiflicherweise sind die Absorptionsorgane, bei Phanerogamen die Wurzeln, durch die parasitische Lebensweise am tiefsten modificirt worden. Da nur zeigt sich ein wesentlicher Unterschied zwischen den Saprophyten, die ihre organische Nahrung aus todter Substanz durch die Mycorhiza, und den Parasiten, die dieselbe aus lebender Substanz durch Saugorgane aufnehmen. Die Saugorgane oder Haustorien der Parasiten sind in manchen Fällen kleine Auswüchse sonst normaler Wurzeln, z. B. bei zahlreichen bodenbewohnenden Hemiparasiten aus den Gattungen Euphrasia, Rhinanthus und anderen Scrophulariaceen, sowie aus den Gattungen Thesium und Santalum unter den Santalaceen. Die Haustorien legen sich der Nährpflanze zunächst fest an und treiben dann in dieselbe Fortsätze, welche die eigentlichen Saugorgane darstellen.

In anderen Fällen ist ein grösserer Theil des Wurzelsystems oder auch dessen Gesammttheil in der Wirthpflanze eingeschlossen. In noch anderen Fällen gehen die Wurzeln früh zu Grunde und die Haustorien entwickeln sich, anscheinend Adventivwurzeln homolog, an den Axen (Cuscuta, Cassytha). (Fig. 112.)

Die Lebensweise der phanerogamischen Parasiten ist eine sehr verschiedenartige. Die einen sind Bodenbewohner und entweder aufrechte, im Boden wurzelnde Kräuter, wie Euphrasia, Thesium etc. unter den Hemiparasiten, Orobanche, Lathraea etc. unter den Holoparasiten, oder Holzgewächse, wie Santalum album. Andere sind wurzellose Lianen, wie die Arten der Convolvulaceengattung Cuscuta und der Lauraceengattung Cassytha, beide unbelaubte und theils mehr (Cuscuta), theils weniger (Cassytha) chlorophyllarme Schlingkräuter. Andere noch sind Epiphyten, wie die Mistel, Viscum album, Loranthus europaeus und zahlreiche andere Loranthaceen, sowie verschiedene Santalaceen des extratropischen Südamerika. Die epiphytischen Formen sind sämmtlich Hemiparasiten mit Ausnahme von Loranthus aphyllus (Johow). Manche sind gleichzeitig kletternd. Endlich nehmen diejenigen Formen, die, mit Ausnahme der Reproductionsorgane, in der Nährpflanze verborgen sind, ökologisch eine Sonderstellung ein.

Bei den Pilzen zeigen sich noch grössere Unterschiede der Lebensweise, schon deswegen, weil sie nicht, wie die Phanerogamen, auf pflanzliche Substrate beschränkt sind, sondern auch Thiere befallen, sodann weil manche Arten mehrere Entwickelungsformen auf verschiedenen Nährpflanzen besitzen.

Wie die Saprophyten, gehören auch die Parasiten einer verhältnissmässig kleinen Zahl systematischer Gruppen an. Am zahlreichsten

zeigen sie sich, ähnlich wie die ersteren, unter den Pilzen und Bacterien, während die Algen nur wenige Holoparasiten neben zahlreicheren Hemiparasiten aufzuweisen haben. Holoparasiten fehlen, ähnlich wie Holosaprophyten unter den Moosen, Pteridophyten und Gymnospermen. Die Analogie zwischen den beiden ökologischen Gruppen erstreckt sich nicht auf die Angiospermen. Obwohl es einen Parasiten giebt (Melampyrum pratense), der anscheinend auch saprophytisch exitiren kann (L. Koch), so zeigen sich die beiden Modi der organischen Ernährung doch systematisch scharf getrennt. Die Holosaprophyten gehören der Mehrzahl nach zu den Monocotyledonen, welche der Parasiten ganz entbehren und die Familien, welchen Vertreter der letzteren angehören, haben keine Saprophyten aufzuweisen. Nicht nur die Balanophoraceen, Rafflesiaceen, Orobanchaceen und Lennoaceen, die ausschliesslich aus Holoparasiten und die Loranthaceen und Santalaceen, die ganz vorwiegend aus Hemiparasiten bestehen, sondern auch die Convolvulaceen (Cuscuta), Scrophulariaceen (Melampyrum, Euphrasia, Rhinanthus etc.) und Lauraceen (Cassytha), welche nur in einzelnen Gattungen parasitisch sind, entbehren der Saprophyten. Sogar Hemisaprophyten gehen den letzterwähnten Familien ab.

Die Parasiten sind nicht an bestimmte klimatische Bedingungen gebunden und zeigen sich daher in allen Zonen und Gebieten. Sie besitzen daher geographisch nur wenig Interesse und haben nur deshalb hier Berücksichtigung gefunden, weil sie manchmal einige Züge zur ökologischen Charakteristik von Formationen liefern.

Auswahl der Literatur.

1. Die Lianen.

Die zahlreichen Abhandlungen über Lianen haben zum grössten Theile nur die anatomischen Merkmale oder die physiologischen Eigenschaften zum Gegenstande. Sie sind von Schenck (v. u.) sorgfältig zusammengestellt worden. Oekologisch-pflanzengeographisches Interesse haben folgende Werke:

Müller, F. I Notes on some of the climbing plants near Desterro in South Brazil. Linnean Soc. Journ. IX.

— II. Zweigklimmer. Kosmos, Bd. VI. 1887.

Schenck, H. I. Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, im Besonderen der in Brasilien einheimischen Arten. I. Theil. Beiträge zur Biologie der Lianen. Botan. Mittheil. a. d. Tropen. Heft 4. Jena 1892.

Schenck, H. II. Beiträge etc. (v. o.) II. Theil. Beiträge zur Anatomie der Lianen. Ibid. Heft 5. Jena 1893.

Treub, M. I. Sur une nouvelle catégorie de plantes grimpantes. Annales du jard. botanique de Buitenzorg. Vol. III. 1882.

— II. Observations sur les plantes grimpantes du jardin botanique de Buitenzorg. Ibid. 1883.

Westermaier, M. and Ambronn, H. Beziehungen zwischen Lebensweise und Structur der Schling- und Kletterpflanzen. Flora 1881.

2. Die Epiphyten.

Das über die Epiphyten Gesagte stützt sich auf folgendes Werk:

Schimper, A. F. W. Die epiphytische Vegetation Amerika's. Botan. Mittheil. a. d. Tropen. Jena 1888.

Man vergleiche ausserdem die Literatur zum Kap. IV des 1. Abschnitts des dritten Theils für die Epiphyten und für die Epiphyten der temperirten Zonen diejenige zum Kap. IV des zweiten Abschnitts.

3. Die Saprophyten.

Die Literatur über Saprophyten steht im allgemeinen der in diesem Buche behandelten Frage ferne. Gute, allgemein gehaltene, namentlich auch die ökologischen und pflanzengeographischen Fragen berücksichtigende Arbeiten hat Johow veröffentlicht; dort auch die historische Literatur. Für die Pilze bleibt de Bary's Hauptwerk die wichtigste Quelle. Vgl. ausserdem die Literatur: Thl. III. 1. Abschn. IV.

de Bary, A. Vergleich. Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bacterien. Leipzig 1884.

Johow, F. I. Die chlorophyllfreien Humusbewohner West-Indiens. Pringsheim's Jahrb. Bd. XVI. 1885.

— II. Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwickelungsgeschichtlichen Verhältnissen. Pringsheim's Jahrb. Bd. XX. 1889.

4. Die Parasiten.

Von der Literatur über Parasiten gilt Aehnliches wie für diejenige über Saprophyten. Johow's Arbeit berücksichtigt namentlich ökologische und geographische Verhältnisse und giebt eine Zusammenstellung der Literatur. In Bezug auf Morphologie u. s. w. sind ausserdem in erster Linie Engler's Natürliche Pflanzenfamilien zu benutzen. Im folgenden sind nur einige grundlegende Arbeiten erwähnt.

Brown, R. An account of a new genus of plants, named Rafflesia. Trans. Linn. Soc. XIII. 1820.

Hartig, R. Zur Kenntniss von Loranthus europaeus und Viscum album. Zeitschr. f. Forst- und Jagdwesen. VIII. 1873.

Johow, F. Die phanerogamen Schmarotzerpflanzen. Verhandl. d. deutschen wissensch. Vereins zu Santiago 1890.

Koch, L. Die Klee- und Flachsseide. Heidelberg 1880.

— II. Ueber die direkte Ausnutzung vegetabilischer Reste durch bestimmte chlorophyllhaltige Pflanzen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft 1885.

— III. Die Entwickelungsgeschichte der Orobanchen. Heidelberg 1887.

Martius, Th. Ueber die Vegetation der echten und unechten Parasiten, zunächst in Brasilien. Münchener Gel. Anzeigen. 1842.

Solms-Laubach, H. Gr. zu. Ueber den Bau und die Entwickelung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen. Pringsh. Jahrb. Bd. VI. 1867—68.

DRITTER THEIL.

ZONEN UND REGIONEN.

Einleitung.

Die Isothermen des Sommers und Winters gliedern die Pflanzendecke der Erde in mehr oder weniger parallele Zonen ungleichen systematischen Charakters. Gewisse Ordnungen und Familien der Gewächse sind an constant hohe Temperaturen, wie sie nur in den Tropen herrschen, gebunden und gehen beim Gefrierpunkt des Wassers oder schon bei einigen Graden über demselben zu Grunde (Makrothermen), während der Entwickelungsgang anderer abwechselnd niedere und höhere Temperaturen verlangt (Mesothermen). Die zweite Categorie von Gewächsen zeigt wiederum Unterschiede in der Empfindlichkeit gegen Temperaturen unter dem Nullpunkt und diese Unterschiede bedingen solche des floristischen Charakters bei zunehmender Breite. Die polaren Zonen endlich sind von Gewächsen bewohnt, die nicht bloss sehr tiefe winterliche Temperaturen, sondern auch Frostwetter während der Vegetationszeit unbeschadet ertragen und ihren Entwickelungsgang in kurzer Zeit zu vollenden vermögen (Mikrothermen).

Eine ähnliche Abnahme von Temperatur, wie vom Aequator zu den Polen, zeigt sich in vertikaler Richtung auf den die Grenze des ewigen Schnees überragenden Gebirgen. Hier sind aber die Isothermgürtel viel schmäler, so dass z. B. der ca. 6000 m hohe Kilimandscharo am Fuss äquatoriales, auf dem Gipfel ein in Bezug auf Lufttemperatur polar zu nennendes Klima besitzt.

Die Aehnlichkeit zwischen der Veränderung des Klimas vom Aequator zu den Polen und vom Fusse der Gebirge zu ihren Gipfeln ist auf die Lufttemperatur beschränkt; die vertikal zunehmende Luftverdünnung verleiht den übrigen klimatischen Factoren ein sehr charakteristisches und demjenigen der Tieflandzonen keineswegs vergleichbares Gepräge. Es empfiehlt sich dementsprechend nicht, die klimatischen Gürtel der Gebirge, wie es neuerdings manchmal wieder geschieht, als Zonen zu bezeichnen, da dadurch eine partielle Analogie einen übertriebenen und Verwirrung schaffenden Ausdruck erhält; vielmehr ist dafür die von

früheren Pflanzengeographen, u. a. von Grisebach gebrauchte Bezeichnung von Regionen beizubehalten.

Die Temperaturzonen besitzen keineswegs rings um den Erdball den gleichen floristischen und pflanzenökologischen Charakter; vielmehr zeigen sie sich einem mehr oder weniger raschen Wechsel unterworfen, welcher, bezüglich der Flora, zum Theil auf historische Ursachen, zum Theil auf das ungleiche Feuchtigkeitsklima, für die Vegetation aber ausschliesslich auf das letztere zurückzuführen ist. Je nach der Constellation der Hydrometeore herrscht entweder der Gehölztypus, oder der Grasflurtypus oder der Wüstentypus und ändert seinen Charakter, abgesehen von standortlichen Bodeneinflüssen, nur beim Uebergang in andere Feuchtigkeitsklimate. Die durch letztere abgegrenzten Landtheile sollen Gebiete genannt werden. Die einzelnen Vegetationsgebiete zeigen, im Gegensatz zu den Florenzonen, sehr unregelmässige Verteilung und sehr ungleiche Areale.

Die Hochgebirge weichen, wie bezüglich der Temperatur, auch bezüglich der Feuchtigkeit von den klimatischen Verhältnissen des Tieflandes ab. Die Regionen der Temperatur sind gleichzeitig solche der Hydrometeore.

Bei den grossen Unterschieden zwischen den Vegetationsverhältnissen der Gebirge und Tiefländer und bei den vielfachen ökologischen Beziehungen der ersteren unter einander erscheint es zweckmässig, die Behandlung der Höhenregionen von derjenigen der Zonen und Gebiete zu trennen und zum Gegenstand eines besonderen Abschnitts zu machen. Die Abschnitte über Zonen sind daher, ausser in Fällen, wo das Ausschliessen niederer Gebirge oder der unteren Regionen der Gebirge widernatürlich wäre, nur den Tiefländern gewidmet.

Erster Abschnitt:

Die tropischen Zonen.

I. Allgemeine Charakteristik des tropischen Klimas und seiner Wirkungen auf Vegetation und Flora.

1. Allgemeine Eigenthümlichkeiten des Tropenklimas. § 1. Die Hydrometeore. Regen, relative Feuchtigkeit, Bewölkung. — § 2. Die Wärme. Lufttemperatur. Erhitzung durch direkte Sonnenstrahlung. — § 3. Das Licht und Ultraviolett. Intensität der chemischen Lichtstrahlen. **2. Einige allgemeine Wirkungen des tropischen Klimas auf das Pflanzenleben.** § 1. Vornehmlich durch Wärme beeinflusste Vorgänge. Cardinalpunkte. Fälle raschen und langsamen Wachsthums. Transpiration in Sonne und Schatten. — § 2. Pflanzenphysiologische Wirkungen des Tropenlichtes. Schutzmittel gegen intensives Licht. Zerstörung des Chlorophylls. Stellung der Laubblätter. Lichtgenuss der Schattenflora. — § 3. Pflanzenphysiologische Wirkungen der Hydrometeore. Maassgebender Einfluss für den Vegetationscharakter und die periodischen Vorgänge. Ombrophilie und Ombrophobie. **3. Floristischer Charakter der Tropenzone.** Uebersicht der megathermen Formenkreise.

1. Allgemeine Eigenthümlichkeiten des Tropenklimas.

§ 1. **Die Hydrometeore.** Die jährliche Regenmenge schwankt in der tropischen Zone zwischen 5 m und darüber an einigen Punkten der Gebirge und wenigen cm in den Wüstengebieten. Sie ist durchschnittlich am grössten im Aequatorialgürtel (5 N B — 5 S B) und nimmt in nördlicher Richtung schneller ab, als in südlicher. Die Wüstengebiete innerhalb der Wendekreise gehören, mit wenigen Ausnahmen, den Grenzgürteln an und stellen nur die tropische Fortsetzung der ausgedehnten subtropischen Wüsten dar.

Mindestens ebenso wichig wie die Menge der Niederschläge ist für das Pflanzenleben ihre zeitliche Vertheilung. Das Jahr zer-

fällt im grössten Theile der tropischen Zone in eine Trockenzeit, die meist mit den Wintermonaten, und eine Regenzeit, die mit den Sommermonaten zusammenfällt. Einige äquatoriale Gebiete (z. B. Guiana) besitzen zwei ungleich lange Regenzeiten und einige andere lassen eine jahreszeitliche Unterscheidung von Regenzeiten nicht zu (z. B. Singapore). Der Unterschied zwischen Regenzeit und Trockenzeit ist im Binnenlande, namentlich in Ebenen, stärker ausgeprägt als an den Küsten und im Gebirge, wo er sich auf das Pflanzenleben oft nicht mehr geltend macht. Mit welchen Monaten Regenzeit und Trockenzeit zusammenfallen, ist, ausser in einigen Grenzgebieten geringer Ausdehnung, bei den meist sehr geringen Unterschieden der Winter- und Sommertemperaturen, für die Physiologie der Gewächse ohne Bedeutung.

Die relative Luftfeuchtigkeit entspricht im Allgemeinen der Regenmenge und ist natürlich grösser in der Regenzeit als in der Trockenzeit. Wiederum sind Küstengebiete, Inseln, Gebirgsländer durch hohe Grade der relativen Luftfeuchtigkeit ausgezeichnet (im Jahresdurchschnitt 80 % und darüber). Die letztere steigt Nachts und in den Frühmorgensstunden bis zum Sättigungspunkt, fällt aber während des Tages, bei sonnigem Wetter tief genug herab (65—70 %), um erhebliche trocknende Wirkungen auf die Pflanzenwelt auszuüben. In den Gebieten mit ausgeprägten trockenen Jahreszeiten fällt die Luftfeuchtigkeit während der letzteren im Durchschnitt meist auf 55—65 %, in Wüstengebieten jedoch viel tiefer. Manche Gebiete mit Trockenzeiten besitzen während der letzteren eine sehr reichliche und für die Vegetation wichtige nächtliche Thaubildung.

Die Bewölkung ist in manchen Gebieten während der Regenzeit eine andauernd vollständige, so dass, nach Hann, ein schwerer finsterer Wolkenhimmel monatelang nicht weicht. Dieses ist jedoch keineswegs überall der Fall und stimmt nicht zu meinen eigenen Erfahrungen über tropische Regenzeiten (Trinidad, Java), während welcher die meisten Tage mehrere sonnige Stunden brachten. Fehlte es auch nicht an ganz regnerischen Tagen, so waren andererseits ganz heitere Tage nicht seltener. In Buitenzorg pflegt der Himmel während der Regenzeit in den Vormittagsstunden ganz heiter zu sein und die Regengüsse, welche die hohe jährliche Regenmenge bedingen (ca. $4 \frac{1}{2}$ m), fallen meist nur während einiger Nachmittagsstunden, allerdings mit einer bei uns unbekannten Heftigkeit. Die Trockenzeit ist in vielen Gebieten durch andauernd wolkenlosen Himmel ausgezeichnet, während sie in anderen eine kaum oder gar nicht schwächere Bewölkung als die Regenzeit aufweist.

Folgende, von Hann nach J. Murray und S. Arrhenius zusammengestellte Tabelle giebt eine Vorstellung der mittleren Vertheilung der

Hydrometeore in der Tropenzone und in den benachbarten Gürteln der temperirten Zonen.[1])

N 45°	35°	25°	15°	5°	5°	15°	25°	35°	45° S
Regenmenge, Centimeter.									
57	*55	68	95	**197**	198	123	*65	70	106
Bewölkung, Prozent.									
54	46	*40	43	55	**59**	52	*45	49	61
Relative Feuchtigkeit, Prozent.									
74	*70	71	76	79	**81**	88	*77	79	81

§ 2. **Die Wärme.** Die Lufttemperatur schwankt im Jahresmittel zwischen 20° und 28° und ist, im Vergleich zu höheren Breiten, sehr beständig; selbst die Unterschiede der höchsten und tiefsten Temperatur des Jahres gehen im Aequatorialgebiet nicht viel über die Grenzen der täglichen Schwankung hinaus und betragen im Durchschnitt etwa 10—13° C., aber oft viel weniger, z. B. 5°.

„Der Temperaturunterschied zwischen dem wärmsten und kältesten Monat hält sich in der Nähe des Aequators zwischen 1° und 5° C. und überschreitet dieses Maass auch nicht im Innern der Continente (Ladó 5° N. 4,8°, Iquitos 3,7° S. 2,4°, Equatorville am Kongo 1,2°). Aber selbst gegen die Wendekreise hin und in den extremsten Klimaten, die innerhalb der Tropen vorkommen, überschreitet die jährliche Schwankung kaum 13° (Kalkutta 10,3°, Hongkong 13,4°, Veracruz 6,5°, Habana 5,8°, Chartum 12,9°). Die jährliche Wärmeschwankung ist daher an vielen Orten kleiner als die tägliche, für welche man vielleicht als Grenzen annehmen darf 5° und 13° (z. B. Equatorville 8°, Batavia 6,5° [August 7,7°], Chinchoxo Jahr 6,4°, Juli 7,3°, Kuka in der Trockenzeit 11,4°; Ladó [Differenz 2 h. — 7 h.] Jahr 7,7°, Trockenzeit 11,1°; Bakel 12,4°).“[2])

Nur an wenigen Punkten, ganz in der Nähe der Grenzen der Zone, z. B. in Süd-China, wird der Nullpunkt gelegentlich erreicht oder sogar etwas nach unten überschritten. Die durchschnittlichen Maxima schwanken gewöhnlich zwischen 30 und 35° C. und bleiben unterhalb der in aussertropischen Gebieten beobachteten Extreme.

Die meteorologischen Berichte bringen leider nur ausnahmsweise Angaben über die durch die direkte Sonnenstrahlung hervorgerufenen Temperaturen, obwohl letztere an Bedeutung für das organische Leben der Luftwärme wenigstens gleich kommen.[3]) Entsprechend der Lage der Sonne am Zenith oder in geringer Entfernung desselben ist

[1]) l. c. Bd. II. S. 37.

[2]) Hann l. c. Bd. II. S. 12.

[3]) Es sei an die Gefährlichkeit des Sonnenstichs in Vorderindien und anderen tropischen Continentalgebieten erinnert.

die Intensität ihrer Wärmestrahlung während eines bestimmten Zeitraumes, z. B. in einer Stunde, grösser in den Tropen als in der höheren Zone und muss eine entsprechend höhere Erwärmung hervorrufen. In der That fand Pechuel-Lösche in Chinchoxo (Loango) sehr oft eine Erwärmung des Bodens auf 75°, manchmal auf 80°, einmal sogar auf 82°. G. Haberlandt hingegen hat an einem Solarthermometer zu Buitenzorg, während der nassen Jahreszeit, nur ähnliche Temperaturgrade, wie sie in Graz während des August gewöhnlich sind, beobachtet, nämlich 55°—56,7° zur Mittagszeit. Augenscheinlich ist die relativ geringe Wirkung der Sonnenstrahlung in diesem Falle eine Folge des sehr reichen Gehalts der Luft an Wasserdampf gewesen. In Continentalgebieten sind, während der Trockenzeit wenigstens, weit höhere Temperaturen die Regel. Die Erkaltung der Vegetation durch nächtliche Wärmeausstrahlung ist in tropischen Continentalgebieten während der Trockenzeit jedenfalls beträchtlich und dürfte von wesentlicher pflanzengeographischer Bedeutung sein, ist es doch bekannt, dass in Bengalen dünne Wasserschichten während der Nächte der Trockenzeit zu Eis gefrieren. In Küsten-, Wald- und Berggebieten ist die nächtliche Abkühlung durch Wärmeausstrahlung, dank des reichen Gehalts der Luft an Wasserdampf, ein weit geringerer, wenn auch physiologisch keineswegs bedeutungsloser.

Folgende Tabelle giebt eine Uebersicht der mittleren Temperatur auf den Parallelkreisen der Tropenzone.

Mittlere Temperatur nach Spitaler[1]).

Breite	25	20	15	10	5	Aeq.	5	10	15	20	25
Januar	18.4	21.7	23.9	25.7	26.2	26.2	26.1	25.9	25.7	25.2	24.7
Juli	28.0	28.1	27.9	26.7	26.1	25.5	24.9	24.0	22.6	20.5	18.1
Jahr	23.7	25.7	26.3	26.4	26.1	25.9	25.5	25.0	24.2	22.7	20.9

§ 3. **Das Licht und Ultraviolett.** Wie die Intensität der Wärmestrahlen ist natürlich auch diejenige der Lichtstrahlen innerhalb der Wendekreise grösser als ausserhalb derselben und der tropische Tag ist heller als der temperirte oder polare. Diese Eigenthümlichkeit kommt in den stärkeren Reflexen der Wasserspiegel und des vom Regen benetzten Laubes direkt zum Vorschein und macht sich auch beim Photographiren bemerkbar. Das gleiche wie von dem leuchtenden gilt auch von dem ultravioletten, noch chemisch wirksamen Theil des Spectrums.

In den mir bekannten tropischen Gebieten Amerika's und des insularen Asiens ist die Lichtintensität allerdings nicht so stark, wie in Ostafrika, über dessen Lichterscheinungen P. Reichard folgendes berichtet: „In der uns um-

[1]) Hann l. c. Bd. II. S. 17.

gebenden Natur fällt in erster Linie die blendende Helle der Luft auf. Die in den Tropen höher stehende Sonne sendet eine weit grössere Fülle Lichtes herab als bei uns. Im Anfang ist die Lichtfülle dem Auge beinahe unerträglich, sodass man unwillkürlich zur blauen Brille greift und den Hut tief über die Augen zieht. . . ."[1])

Direkte vergleichende Messungen über die Intensität der leuchtenden Strahlung in verschiedenen Breiten liegen nicht vor, dagegen sind über die chemischen Strahlen einige Versuche angestellt worden. So ergaben gleichzeitige Messungen zu Kew und zu Para an drei Apriltagen des Jahres 1866 für letzteren Ort eine nahezu zwanzigmal grössere Intensität der chemischen Wirkung als für letzteren; im August war sie noch 3,3 mal grösser zu Para als zu Kew.

2. Einige allgemeine Wirkungen der tropischen Klimate auf das Pflanzenleben.

§ 1. **Vornehmlich durch Wärme beeinflusste Vorgänge.** Nach dem Vorhergehenden unterscheiden sich die tropischen Klimate von denjenigen höherer Zonen wesentlich durch die gleichmässige und hohe Temperatur der Luft und durch die grössere Wirksamkeit der Wärme- und Lichtstrahlen. Die Hydrometeore zeigen weder in der Intensität noch in der zeitlichen Reihenfolge wesentliche Unterschiede gegenüber der temperirten Zone, wo stellenweise ebenso grosse Regenmengen wie an den regenreichsten Punkten der Tropen sich zeigen und wo ausgedehnte Gebiete eine ähnliche Abwechselung von Trocken- und Regenzeiten aufweisen. Dass nichtsdestoweniger die Hydrometeore noch grössere Bedeutung für die Oekologie der tropischen Gewächse als für diejenige der temperirten besitzen und eine Reihe charakteristischer Eigenthümlichkeiten der ersteren hervorruft, ist theils durch die Combination grosser Wärme mit grosser Feuchtigkeit, theils durch die Ungleichmässigkeit der letzteren im Gegensatz zur Gleichmässigkeit der ersteren verursacht.

Bei der grossen Gleichmässigkeit und beträchtlichen Höhe der Temperatur in den Tropen sind viel geringere Unterschiede der harmonischen Optima und in Folge dessen eine viel grössere Gleichmässigkeit der das ökologische Optimum darstellenden Temperaturcurve[2]) als in höheren Breiten zu erwarten. Genaueres ist darüber zur Zeit nicht bekannt, da die physiologischen Cardinalpunkte der Temperatur sowie die ökologisch günstigsten Grade derselben bis jetzt nur für temperirte Pflanzen festgestellt worden sind, bei welchen dieselben, entsprechend

---

[1]) Deutsche Rundschau. October 1894. Citirt bei Hann l. c. Bd. II. S. 40.

[2]) Vgl. S. 50.

den natürlichen Bedingungen, weit auseinander liegen. Doch ist es, soweit Untersuchungen noch nicht vorliegen, unzulässig, aus den Grenz-



Fig. 113. Dendrocalamus giganteus im Botanischen Garten zu Peradenyia auf Ceylon. Nach einer Photographie.

temperaturen der Luft Schlüsse auf die Cardinalpunkte der Vegetation in den Tropen ziehen zu wollen, da die nächtliche Abkühlung durch Strahlung, welche in den Trockenzeiten diejenige der Luft be-

deutend überschreitet, sowie die starke Erhitzung durch direkte Sonnenstrahlung, bei manchen physiologischen Vorgängen eine maassgebende Rolle spielen dürfte.

Unter den pflanzenphysiologischen Vorgängen mit hohem physiologischem Temperaturoptimum nimmt das Wachsthum, wenigstens nach der Keimungsperiode, eine hervorragende Stelle ein. Es wäre lehrreich, Vergleiche mit Pflanzen einer und derselben Art in den Tropen und in den temperirten Zonen, unter sonst möglichst gleichen äusseren Bedingungen, anzustellen. Bis jetzt liegen nur ganz vereinzelte Beobachtungen über die Wachsthumgeschwindigkeit tropischer Gewächse vor, aus welchen sich nur entnehmen lässt, dass gewisse tropische Gewächse alle bekannten temperirten an Geschwindigkeit des Wachsthums übertreffen.

Zu den am schnellsten wachsenden Vertretern des Pflanzenreichs dürften gewisse Bambusen gehören. Bereits Wallich erwähnt, dass ein Spross von Bambusa arundinacea in 31 Tagen um 7 m 85 cm an Länge zugenommen hatte. Doch sind genauere Beobachtungen darüber erst in neuester Zeit und zwar durch Kraus an einer Dendrocalamus-Art des botanischen Gartens zu Buitenzorg angestellt worden.

So wurden u. a. folgende Zuwachse innerhalb fünf Tagen (4.—8. Dec.) festgestellt:

		Länge in cm	Zuwachs Tag und Nacht	Vor- u. Nachmittag
4. December	6 Vorm.	164	Tag 10.5 cm	Vorm. 7.5 cm
	12 „	171.5		Nachm. 3.0 cm
	6 Ab.	174.5	Nacht 16 cm	
5. December	6 „	190.5		
	12 „	192	Tag 5.0 cm	Vorm. 1.5 cm
	6 „	195		Nachm. 3 cm
6. December	6 „	210	Nacht 15 cm	
	12 „	215	Tag 8 cm	Vorm. 5 cm
	6 „	218		Nachm. 3 cm
7. December	6 „	234.0	Nacht 16 cm	
	12 „	238.5	Tag 8.5 cm	Vorm. 4.5 cm
	6 „	242.5		Nachm. 4 cm
8. December	6 „	255	Nacht 12.5 cm	
	12 „	261	Tag 12 cm	Vorm. 6 cm
	6 „	267		Nachm. 6 cm

Die nachfolgende Tabelle giebt das stündliche Wachsthum in Millimetern für Tag und Nacht.

Spross II	4. Dec.	5. Dec.	6. Dec.	7. Dec.	8. Dec.	9. Dec.
Tag	15.4	6.6	8.4	2.9	9.2	6.3
Nacht	12.4	13.0	16.6	12.1	17.5	13.8
Spross III						
Tag	8.8	3.8	6.6	7.1	10.0	10.4
Nacht	13.3	12.5	13.3	10.2	11.0	10.4

Der stündliche Zuwachs ist demnach im Mittel am Tag 7,7 mm, in der Nacht 13 mm gewesen.

Der tägliche mittlere Znwachs betrug während der zweimonatlichen Beobachtungszeit:

Für Rohr Nr. 1 in 58 Tagen 22.9 cm pro Tag
„ „ „ 2 in 60 „ 19.0 cm „ „
„ „ „ 3 in 60 „ 19.9 cm „ „

Der grösste Zuwachs innerhalb 24 Stunden fand statt:

bei Nr. 1 mit 57 cm am 22. December
„ Nr. 2 „ 42 „ „ 3. Januar
„ Nr. 3 „ 45 „ „ 4. „

Sehr schnell wachsende Pflanzenarten sind in den Tropen, wenigstens in regenreichen Gebieten, keine seltene Erscheinung. Ich habe im botanischen Garten zu Buitenzorg einige Messungen an jungen Trieben und Blättern von Holzpflanzen, die dem Augenscheine nach sehr schnell wuchsen, vorgenommen. So maass ich am 15. Nov. ein noch gefaltetes Blatt von Amherstia nobilis und fand: Rhachis 6 cm, ein Blättchen 2.9 cm. Am 24. Nov. wurde für dieselbe Rhachis und dasselbe Blättchen 31 cm bezw. 19.5 cm gefunden, d. h. eine Längenzunahme auf das Fünf- bezw. das Siebenfache in 9 Tagen oder eine tägliche Längenzunahme von 4.1 cm bezw. 1.8 cm. Für ein etwas älteres Blatt desselben Triebes waren die entsprechenden Werthe am 15. Nov. 10.8 cm und 3.5 cm am 24. Nov. 36 cm und 19,7 cm.

Bei Brownea sp. war die Länge einer eben sich öffnenden Knospe am 15. Nov. 8 cm; am 20. Nov. war der junge Spross, dessen Blätter noch eingerollt, 18 1/2 cm lang, am 24. Nov., mit flach ausgebreiteten Blättern, 29 cm lang bis zur äussersten Blattspitze. Die Gesammtlänge hatte demnach in 9 Tagen um mehr als das 3 1/2 fache zugenommen und zwar um 21 cm oder 2.6 cm pro Tag. Neue Messungen an den sich entwickelnden jungen Trieben von Urostigma glabellum sollen nachher, im Zusammenhang mit dem Laubwechsel des Baumes, mitgetheilt werden.

Haberlandt erwähnt mehrere Beispiele schnellen Wachsthums auf Java: „Beim Gymnasium Willen III. in Batavia wurde 1874 ein Exemplar der auf Timor einheimischen Eucalyptus alba angepflanzt; nach

drei Jahren, war bereits ein 15 m hoher Baum daraus geworden. Im Culturgarten zu Tjikömöh bei Buitenzorg besitzen zweijährige Mahagonibäumchen eine Höhe von 4 1/2 m, dreijährige Exemplare von Swietenia macrophylla sind 5—6 m hoch. Geradezu fabelhaft rasch wächst Albizzia moluccana, dieser beliebte Schattenbaum, dessen zartes Fiederlaub durchaus nicht den Eindruck besonderer Fülle und Leistungsfähigkeit macht. Schon einjährige Exemplare erreichen eine Höhe von 5—6 m, sechsjährige sind bereits 25 m hoch, wobei ihr Stamm in Mannshöhe einen Durchmesser von 20—25 cm aufweist."[1])

Maxwell hat in Honolulu einige Untersuchungen über das Wachsthum der Bananenblätter angestellt. Die Resultate der Messungen stellt er folgendermaassen zusammen:

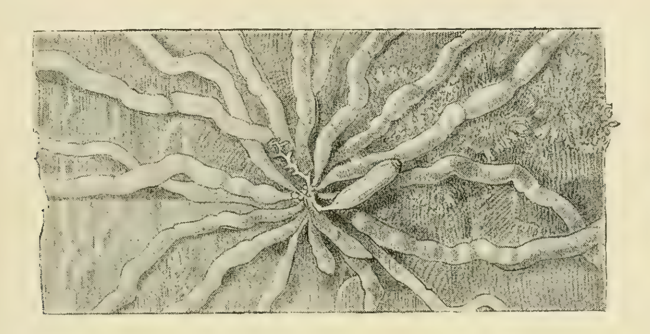


Fig. 114. Taeniophyllum Zollingeri Rchb. f. Nat. Gr. (Nach Wiesner.)

Länge des Blattes = Länge des fertigen Blattes, nach Abzug der Länge des Blattes bei der ersten Messung. Tag: 7.30 a. m. bis 5.50 p. m.; Nacht: 5.30 p. m. bis 7.30 a. m.; Zeit: 26. I. bis 9. III. — Englische Zoll. Temperatur nach Fahrenheit.

	Blattlänge inch.	Blattbreite	Blattfläche	Mittl. L.-Wachsth. 1. Periode	Mittl. L.-Wachsth. Nach 1. Periode	Mittl. Wachsth. T. + N.	Mittl. Oberflw. T. + N.	Mittl. Temp.
I.	29 1/2	14	413	—	—	4 1/4	59	72.5°
II.	35 1/2	14	497	—	—	4 1/2	62.0	72.0
III.	43	15	645	3	1 1/3	4 1/3	64.5	70.0
IV.	47 1/2	17	803	2 2/5	1 1/5	3 4/5	66.9	71,7°

Sehr schnelles Längenwachsthum scheint auch den oft ungeheuer lang werdenden Nährwurzeln gewisser Lianen und Epiphyten zuzukommen. Went fand an denjenigen von Philodendron melanochrysum einen Gesammtzuwachs von 44 mm in 48 Stunden.

Die vorstehenden hohen Werthe für das Längenwachsthum von Axen, Blättern und Wurzeln dürfen keineswegs dahin verallgemeinert

[1]) Reise S. 115.

werden, dass dasselbe um ein Beträchtliches das Längenwachsthum in den temperirten Zonen übertrifft. Dieselben beziehen sich ausschliesslich auf Gewächse, bei welchen das Wachsthum auffallend schnell vor sich ging und daher zur näheren Untersuchung veranlasste. Dass es sogar in regenreichem Tropengebiet an ausserordentlich langsam wachsenden Pflanzen nicht fehlt, hat Wiesner an Taeniophyllum Zollingeri, einer beinahe nur aus grünen Luftwurzeln bestehenden, unbelaubten epiphytischen Orchidee (Fig. 114), nachgewiesen.

Die für das Wachsthum verschiedener Pflanzen des Taeniophyllum an natürlichen Standorten beobachteten Zahlen sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt, die auch Angaben über den in dieser Hinsicht wichtigen Lichtgenuss bringt:

Lichtgenuss.									
$^1/_{21}$	in	29	Tagen	2.37	mm	in 24	Stunden	0.0817	mm
$^1/_{18}$	„	29	„	3.47	„	„ 24	„	0.1172	„
$^1/_8$	„	30	„	8.55	„	„ 24	„	0.2830	„
$^1/_5$	„	31	„	6.80	„	„ 24	„	0.2266	„
$^1/_4$	„	31	„	2.50	„	„ 24	„	0.0806	„

Verglichen mit dem grössten täglichen Zuwachs des Bambusrohres (nach G. Kraus) verhält sich der grösste Zuwachs von Taeniophyllum wie 570:0.283 mm = 2013:1. Das von Kraus untersuchte Bambusrohr wächst also rund 2000 mal schneller als die Luftwurzeln von Taeniophyllum Zollingeri.

Transpiration. Die grosse pflanzenphysiologische Bedeutung der Erhitzung durch Insolation ist bezüglich der Transpiration sehr leicht zu beobachten und hat in neuester Zeit den Gegenstand genauerer Untersuchungen gebildet. Die Wirkung der Insolation ist stärker bei grossem als bei geringerem Dampfgehalt der Luft, da Trockenheit der letzteren das Schliessen der Spaltöffnungen bedingt, und zeigt sich daher am auffallendsten in den feuchten Gebieten.

Jedem Besucher des botanischen Gartens zu Buitenzorg ist bekannt, dass viele Gewächse in den späten Stunden des meist sonnigen Vormittags deutliche Zeichen beginnenden Welkens zu zeigen pflegen und dass letzteres bis zum Eintritt des nachmittäglichen Regenschauers rasch und bis zum ganz schlaffen Herabhängen vieler Blätter fortschreitet, obwohl letztere der Schutzeinrichtungen gegen Transpiration nicht entbehren.[1] Als während meines Aufenthaltes, mitten in der Regenzeit, vierzehn regenlose heitere Tage aufeinander gefolgt waren, bot die Vegetation ein Bild des Verdurstens, wie es bei uns nach der

[1]) Vgl. S. 21.

dreifachen Zeit kaum eintreten würde, die Culturen wurden gefährdet und die Bevölkerung suchte durch geeignete lärmende Ceremonien sich den Regengott gewogen zu machen. Die Luft blieb während dieser Trockenzeit fortwährend sehr feucht und die reiche nächtliche Thaubildung wäre in einem weniger sonnigen Klima nicht so unwirksam geblieben.

Wiesner hat in Buitenzorg den Einfluss des direkten Sonnenlichts auf die Transpiration von Reispflanzen zahlenmässig festgestellt.[1])

Reispflanze A.

Versuchszeit, Uhr a. M.	Temperatur	Relative Feuchtigkeit	Beleuchtung[2])	Transpiration pro Stunde.
6.50—7.50	22.0—22.5°	95—96	diffus	0.81 g.
7.50—9.17	22.5—23.8°	89—95	70 Min. diffus; 17 „ So—S2	2.32
7.20—10.10	25.0—25.2°	82—94	So—S2	7.45
10.11—10.19	25.2—28.5°	73—72	S3—S4	10.57

Reispflanze B.

Versuchszeit, Uhr	Temperatur	Relative Feuchtigkeit	Beleuchtung	Transpiration pro Stunde
8.43— 9.00	26.2°	82	Sonne	15.35 g
9 — 9.15	27°	70	diffus	0.09
9.18— 9.34	27.2°	?	Sonne	8.91
9.39—10.10	27°	74	diffus	2.85

Eine Versuchsreihe an einem sonnigen Vormittage mit einem jüngeren (rothen) und einem älteren (grünen) Blatte von Amherstia nobilis, — die Versuchsobjecte standen mit dem Stiel in Wasser — ergaben folgende Grössen der Transpiration in Gramm pro 100 g Lebendsgewicht:

Amherstia	Rothes Blatt	Grünes Blatt
Bedeckter Vorraum	1.22	1.00
Freie Exposition S 0	1.88	2.56
„ „ S 2	2.40	5.33
„ „ S 4	3.11	8.44

Wie gross die Transpiration in Buitenzorg sein kann, geht auch aus den folgenden Beobachtungen Wiesner's hervor. Derselbe liess mehrere krautige Pflanzen (ein Coleus, ein Adiantum, eine Jatropha, Mimosa pudica) eintopfen und an einem offenen, dem Regen vollkommen zugänzlichen Orte des Gartens in den Boden eingraben. Während mehrerer Tage erhielten die Pflanzen

[1]) Mitgetheilt von Burgerstein l. c.

[2]) Bedeutung der Zeichen für die Sonnenbedeckung: So Sonne vollständig bedeckt; S_1 Sonne nur als heller Schein am Himmel sichtbar; S_2 Sonne als Scheibe zu sehen; S_3 Sonne nur von leichtem Dunst oder von einem zarten Wolkenschleier bedeckt; S_4 Sonne vollkommen unbedeckt.

täglich, zum Theil sehr starken Regen. „Der 29. December war ein vollkommen regenfreier Tag; der Vormittag war sonnig und am Mittag war die Sonne vollkommen unbedeckt. An diesem Tage gingen alle Versuchspflanzen (welche auch an diesem Tage nicht begossen wurden) durch Verdorren zugrunde."

Giltay machte vergleichende Versuche über die Grösse der Transpiration von Helianthus tuberosus zu Buitenzorg und zu Wageningen in Holland. Es ergab sich, dass der tägliche Wasserverlust in beiden Fällen der gleiche war, nämlich im Durchschnitt 0.6 g pro Stunde, doch scheint auch hier die Transpiration während der heissen Mittagsstunden in Buitenzorg bedeutend stärker gewesen zu sein als in Holland.

Wie eingehende Versuche ergaben, die von G. Haberlandt zu Buitenzorg im Januar, also mitten in der Regenzeit und zu Graz während heisser Augusttage angestellt wurden, ist im Schatten die Transpiration im feuchten tropischen Klima weit schwächer als in Mitteleuropa.

Die Luftfeuchtigkeit schwankte zur Zeit, in der Haberlandt seine Versuche anstellte (December, Januar), zwischen 70—97 %. „Das Minimum (70—80 %) trat um die Mittagszeit, oft erst um 1 Uhr Nachmittag ein. Dann nahm die Feuchtigkeit bei eintretendem Regen rasch zu, um schon zwischen 3 und 4 Uhr Nachmittag eine Höhe von 90—95 % zu erreichen Von geringen Schwankungen abgesehen, die selten mehr als 5 % betrugen, erhielt sich die Curve bei typischem Verlaufe von Abend an bis circa 7 Uhr früh in der Höhe von 93—97 %, um dann allmählich bis Mittag wieder zu sinken."[1]) Die Temperatur während der Versuchszeit zeigte eine tägliche Schwankung von 6—8 ° C.

„Die tägliche Temperaturcurve zeigte in der Regel folgenden Verlauf: Morgens zwischen 6 und 7 Uhr war die Temperatur am niedrigsten. Das Minimum schwankte, von extremen Fällen abgesehen, zwischen 21 und 23 ° C. Während des Vormittags stieg die Temperatur erst rasch, dann etwas langsamer bis auf 29—30.5 ° C. Dieses Maximum wird selten schon zur Mittagszeit, gewöhnlich erst zwischen 1 und 2 Uhr Nachmittags, erreicht. Nun sinkt die Temperatur nach Maassgabe der nachmittägigen Umwölkung, beziehungsweise der Ausgiebigkeit und Dauer des Regenfalles bald rascher, bald langsamer auf 23—25 ° herab."

Transpirationsgrösse der Blätter in Buitenzorg und in Graz.
Nach G. Haberlandt.
(Pro Tag und 1 qm in Gramm).

I. Buitenzorg.

Conocephalus ovatus	0.29
Musa Ensete	0.45
Gonocaryum pyriforme	0.45
Daemonorops oblongus	0.47
Xanthophyllum vitellinum	0.58
Carica Papaya	0.62
Pterocarpus saxatilis	0.71

[1]) I. S. 6.

Cocos nucifera	0.89
Grammatophyllum speciosum	0.89
Bactris speciosa	1.00
Theobroma Cacao	1.06
Albizzia moluccana	1.19
Ficus elastica	1.52
Sanchezia nobilis	1.56
Loranthus pentandrus	1.86
Phönix spec.	2.60
Acalypha tricolor	3.25

II. Graz.

Aesculus Hippocastanum	1.37
Syringa vulgaris	2.03
Acer pseudoplatanus	2.03
Corylus Avellana	3.33
Cornus sanguinea	4.09
Pyrus communis	5.97

III. Nach N. J. C. Müller.

Pappel	2.42
Eiche	2.89
Buche	3.50
Birke	3.65
Weide	4.22
Hainbuche	4.36
Erle	7.96

§ 2. **Pflanzenphysiologische Wirkungen des Tropenlichtes.** Bei den bekannten Wirkungen des Lichtes auf Wachsthum und Transpiration ist mit Sicherheit anzunehmen, dass das Tropenlicht seiner grösseren Intensität entsprechend, die erwähnten Vorgänge auch stärker beeinflusst, als das schwächere Licht hoher Breiten. In der That ist das Längenwachstum der Bambuse ganz auffallend geringer in den Tages- als in den Nachtstunden, das Längenwachsthum der Luftwurzeln von Taeniophyllum Zollingeri hört schon bei relativ sehr mässigen Intensitäten des Tageslichtes ganz auf, jedoch auch bei sehr schwacher Beleuchtung, und die verhältnissmässig starke Transpiration, welche das schlaffe Herabhängen des Laubes vieler Tropenpflanzen in den hellsten Stunden bedingt, ist zum Theil als eine, wenn auch indirekte Wirkung der leuchtenden Strahlen aufzufassen.

Der Antheil des Lichtes an den eben erwähnten Vorgängen ist noch nicht zahlenmässig festgestellt worden. Dagegen ist namentlich durch Beobachtungen Wiesner's in Buitenzorg ein Einblick in verschiedene specifische Lichtwirkungen eröffnet worden.

Die Lichtlage der Blätter tropischer Gewächse weicht, nach Wiesner's Untersuchungen, im allgemeinen von derjenigen temperirter

Gewächse ab, indem sie nicht, wie bei diesen, überall senkrechte Stellung zum stärksten diffusen Licht erstrebt, sondern solches Verhalten nur im inneren, lichtarmen Theile der Krone zeigt, an der Peripherie des Baumes hingegen vor den Strahlen hohen Einfalls ausweicht. Hier sind also die Blätter durch das direkte Sonnenlicht in ihrer Lage fixiert.

Durch die eben geschilderte Lichtlage der den Sonnenstrahlen direkt ausgesetzten Blätter wird einerseits der starken Erhitzung und dadurch der übermässigen Transpiration, anderseits der Zerstörung des Chlorophylls durch intensives Licht vorgebeugt. Mehrere Eigenthümlichkeiten des tropischen Laubes scheinen speciell zu letzterem Zwecke erworben oder doch demselben nebenher zu dienen, wie Bewegungen der Blättchen gefiederter Blätter, starke Lichtreflexion der Blattflächen, langes Beibehalten des turgorlosen Zustands und dadurch bedingtes schlaffes Herabhängen junger Blätter, Faltungen, Haarüberzüge u. s. w.[1]) Trotz aller derartiger Schutzvorrichtungen ist die Zerstörung des Chlorophylls durch das intensive Tropenlicht eine sehr in die Augen fallende und verbreitete Erscheinung. So sind die Blätter der als Zierbaum häufig cultivirten Pisonia alba in der Jugend aufrecht und saftgrün; später stellen sie sich senkrecht zur Richtung des intensivsten Tageslichts und erleiden eine so vollkommene Zerstörung ihres Chlorophylls, dass sie beinahe rein weiss werden[2]). Ueberhaupt sind gelbliche Verfärbungen des Laubs an sonnigen Standorten der Tropen ganz allgemein.

Die grössere Intensität des Tropenlichtes ermöglicht auch eine üppigere Entwickelung der Schattenflora als in den höheren Zonen. Hier jedoch wirkt die Eigenschaft der Gewächse, bei höheren Temperaturen weniger lichtbedürftig zu sein, im gleichen Sinne verstärkend mit. Wiesner hat in der That tropische Pflanzen bei einer Schwäche der Beleuchtung gedeihen sehen, die bei uns jedes grüne Pflanzenleben ausschliessen würde. Es wäre von grosser Wichtigkeit, die Schattenvegetation des Urwaldes nach den von Wiesner eingeführten Gesichtspunkten und Methoden näher zu untersuchen.

So fand der genannte Forscher ein javanisches Gras, Orthopogon Wiesneri Schiffner, „in spurenweisen Anflügen im Schatten einer Myristica moschata bei L. = $^1/_{100}$ (I. max. = 0.016), aber nicht mehr im Schatten des tiefsten Palmendickichtes, nämlich bei L. = $^1/_{120}$ (I. max. = 0.011, I. med. = 0.003).

Unter allen krautigen nicht epiphytischen Dicotylen fand Wiesner Geophila reniformis Don. am tiefsten in den Schatten gehend. Sie blüht noch bei L. = $^1/_{61}$ (I. max. = 0.026; I. med. = 0.011). Blüthenlos erträgt sie eine beinahe ebensogrosse Abschwächung des Lichtes wie Orthopogon Wiesneri.

---

[1]) Vgl. Wiesner, Johow, Haberlandt l. c. [2]) Wiesner.

Die Intensität der Sonnenstrahlung in den Tropen ist so gross, dass manche Culturpflanzen, namentlich Caffee und Cacao, wenigstens in der Jugend,



Fig. 115. Pandanus Sechellarum Balf. f. Seychellen. Nach einer Photographie des Herrn Dr. A. Brauer.

der Beschattung bedürfen. Man benutzt zu diesem Zwecke Bäume mit lichter Krone, vornehmlich solche mit gefiederten Blättern, auf Java namentlich Albizzia moluccana Miq., auch Cedrela serrulata Miq., Cedrela odorata L.,

Pithecolobium Saman Benth. Im tropischen Amerika finden zu solchem Zwecke hauptsächlich Erythrina-Arten Verwendung. Wahrscheinlich handelt es sich dabei weniger um Abhaltung der leuchtenden und der chemischen Strahlen, als der Wärmestrahlen, welche zu grosse Erwärmung und, in Folge dessen, zu grosse Transpiration bedingen würden.

Wiesner hat über die Lichtintensität unter den Schattenbäumen im Versuchsgarten zu Tjikömöh bei Buitenzorg einige Messungen angestellt und fand:

Albizzia moluccana Miq.	1/2.81
Cedrela serrulata Miq.	1/3.3
Cedrela odorata L.	1/3.7
Pithecolobium Saman Benth . . .	1/4.2

§ 4. **Pflanzenphysiologische Wirkungen der Hydrometeore.** Die Unterschiede in der Oekologie tropischer Gewächse stehen in erster Linie mit denjenigen der Hydrometeore im Zusammenhang. Dieselben bedingen für sich allein, meist ohne jede auch nur indirekte Mitwirkung der Temperatur, die Herrschaft von Gehölz oder Grasflur, den hygrophilen, tropophilen oder xerophilen Charakter der Vegetation und die periodischen Erscheinungen. Dementsprechend sind auch die Unterschiede der klimatischen Feuchtigkeit für die Areale der Arten innerhalb der Tropen massgebend.

Den durch die Verschiedenheit der Hydrometeore bedingten verschiedenen Typen der Gehölze und Grasfluren, wie sie die in den Tropen und den klimatischen Bedingungen ihres Vorkommens sind, ebenso wie den periodischen Erscheinungen, besondere Kapitel gewidmet.

Wiesners Untersuchungen über Ombrophilie und Ombrophobie der tropischen Vegetation mögen an dieser Stelle Berücksichtigung finden, da die Untersuchungen noch zu unvollständig sind, um bei der Charakterisirung der einzelnen klimatischen Gebiete Verwendung zu finden. Nach denselben besitzt die grosse Mehrzahl der Gewächse im feuchtwarmen westlichen Theile von Java ausgesprochen ombrophiles Laub und dieser Befund lässt sich mit Wahrscheinlichkeit auf die Vegetation im stets feuchten tropischen Klima überhaupt ausdehnen. Dagegen dürfte in denjenigen Theilen der heissen Zonen, wo lange regenlose Perioden regelmässig auftreten, das Verhältniss sich zu Gunsten der ombrophoben Arten ändern. Diesbezügliche Untersuchungen liegen zwar nicht vor, aber die Häufigkeit in solchen Gebieten von Succulenten und anderen Gewächsen mit unbenetzbaren Ueberzügen spricht zu Gunsten solcher Ansicht.

Manche entschieden ombrophoben Gewächse gedeihen allerdings auch im immerfeuchten Klima; so macht Wiesner mit Recht auf die gute Entwickelung verschiedener Opuntia- und Cereus-Arten im Botanischen Garten zu Buitenzorg aufmerksam. Diese Pflanzen sind aber auf sehr offene, sonnige Standorte beschränkt, wo stark ombrophile Pflanzen unter zu grosser Transpiration leiden würden. Hingegen ist auf Ombrophobie das schlechte Gedeihen vieler Gewächse trockenerer Klimate in Westjava und in anderen sehr feuchten

Tropengebieten zurückzuführen. Nachgewiesen wird dieses von Wiesner namentlich für die Rosen, welche in tropischen Gärten beinahe stets sehr dürftigen Habitus besitzen. Ihr Laub ist schwach entwickelt und hinfällig; ihre Corollen sind klein und regelmässig. Uebrigens sind die verschiedenen Rosenarten ungleich ombrophob und gedeihen dementsprechend ungleich schlecht, bezw. gar nicht.

Zu den einheimischen ombrophoben Gewächsen immerfeuchter Gebiete gehören namentlich solche mit zartem gefiederten Laube, die sich durch ihre Bewegungen dem Anprall des Regens mehr oder weniger entziehen, wie Mimosaceen, Oxalis-Arten u. dgl. Solche Fomen treten aber hier, namentlich im Walde, sehr zurück; ihre starke Entwickelung ist für die Vegetation trockenerer Klimate charakteristisch.

Der Ombrophilie entsprechend, ist das Laub im immerfeuchten Klima in der Regel leicht benetzbar; übrigens wird, wie Wiesner zeigt, sehr häufig schwer benetzbares Laub durch anhaltende Befeuchtung leicht benetzbar und umgekehrt. Die jungen Blätter sind in der Regel unbenetzbar und ombrophob; sie werden später benetzbar und ombrophil um, in höherem Alter, wieder die Eigenschaften ihrer Jugend anzunehmen. Dann gehen sie in Folge starker Regen leicht zu Grunde und fallen ab, indem sie im Gegensatz zu jungen Blättern, durch ihre Lage gegen den Regen nicht geschützt sind.

Viele Bäume der periodisch trockenen Gebiete werfen ihre Blätter noch während der Regenzeit ab; es liegt nahe hierin eine Folge der mit dem Alter fortschreitenden Ombrophobie zu erblicken. Andererseits bin ich in Reiseberichten hin und wieder der Angabe begegnet, dass gewisse Bäume oder sogar ganze Wälder auf der Höhe der Regenzeit laublos werden. Es ist überhaupt sehr wahrscheinlich, dass in manchen Fällen nicht Trockenheit, sondern grosse Nässe dem periodischen Laubfalle in der Natur zu Grunde liegt. Es wäre wünschenswerth, dass im Anschluss an Wiesner's Versuche die Ursache des Laubfalles in den Tropen näher untersucht würde.

3. Floristischer Charakter der Tropenzone.

Die von den Wendekreisen eingeschlossenen Zonen besitzen, mit Ausnahme einiger Grenzgebiete von meist geringer Ausdehnung, wo die Wintertemperatur regelmässig auf den Gefrierpunkt fällt, eine ausgeprägte Megathermenflora, welche stellenweise, z. B. in Südflorida und Südbrasilien, etwas über die Wendekreise hinausgreift. Doch zeigt sich in solchen Fortsätzen die Megathermenflora bereits beträchtlich verarmt, indem die jährliche Temperaturcurve dem ökologischen Optimum vieler Arten nicht mehr entspricht. Namentlich fehlt es häufig an den zur Fruchtreife nöthigen Temperaturen.

Die folgende Uebersicht soll die megathermen Floren im Allgemeinen charakterisieren, indem sie die in den tropischen Tiefländern vertretenen Familien in systematischer Reihenfolge aufführt und die

Rolle, welche dieselben durch Arten- und Individuenzahl spielen, kurz skizzirt. Die Wasserpflanzen bleiben, da ihnen ein besonderer Abschnitt gewidmet ist, unberücksichtigt.

Thallophyten.

Die Algen haben zwar in der tropischen Zone als Landpflanzen nur eine ganz untergeordnete Bedeutung; letztere ist jedoch, wenigstens in regenreichen Gebieten, immerhin grösser als in anderen Zonen. Viele Arten leben als Epiphyten, namentlich auf Blättern. Die Pilzfloren der Tropen sind noch ganz ungenügend erforscht. Doch scheint jetzt schon festzustehen, dass die in Europa nachgewiesenen grösseren Ordnungen sämmtlich vertreten sind. Es fehlt im Uebrigen an tiefgreifenden Unterschieden nicht und manche der bei uns besonders hervortretenden Gruppen, namentlich unter den Hymenomyceten, treten in den heissen Zonen sehr zurück.

Die folgenden Angaben Alf. Möller's über die Pilzvegetation des südbrasilianischen Küstenwaldes gelten von allen mir bekannten Tropenwäldern:

„An feuchten Herbsttagen findet man in unserem deutschen Walde weit mehr für das blosse Auge auch des nicht besonders danach suchenden Beobachters auffällige, das Waldbild merklich beeinflussende Pilze, als jemals im brasilianischen Urwalde. Dort giebt es nichts, was sich mit den bunten Trupps unserer zahlreichen Hutschwämme des Waldbodens vergleichen liesse. Der Eindruck, den der unbefangene Reisende im brasilischen Urwald empfangen muss, ist zunächst der, dass es dort sehr wenig Pilze zu geben scheint. In Wirklichkeit freilich ist das nicht zutreffend, die Pilzflora ist eine ungeheuer reiche, aber vorzugsweise sind in grossen Massen die kleinen Formen vertreten, welche man nur sieht, wenn man aufmerksam danach sucht, und die grösseren Formen werden meist nur vereinzelt getroffen.[1])

Unter den Flechten spielen die Ascolichenen, wenigstens was Zahl und Grösse der Individuen betrifft, eine weit geringere Rolle als bei uns. Stattliche und massenhaft auftretende Formen, wie Usneen u. s. w. zeigen sich erst im Hochgebirge, also ausserhalb des Megathermenklimas. Cora pavonia, welche für sich allein die Klasse der Hymenolichenen bildet, ist ausschliesslich tropisch und scheint innerhalb der Wendekreise kosmopolitisch zu sein. Sie zeigt sich in ihren verschiedenen Wuchsformen, namentlich jedoch in der eigentlichen Coraform massenhaft auf feuchtem Boden und auf Baumrinden.

Bryophyten.

Die Megathermen sind unter den Moosen, namentlich unter den Laubmoosen selten und stellen meist kleine unscheinbare Arten dar, die

[1]) . c. S. 154.

ausser an kühlen, feuchten Standorten und spärlich für das Vegetationsbild ganz irrelevant sind. Um so reichlicher treten sie in den kühlen Regionen der tropischen Hochgebirge auf (vgl. Abschnitt IV).

Pteridophyten.

Die Farne entwickeln in den Tropen einen ausserordentlichen Formenreichtum und variiren in ihren Dimensionen von kleinen moosartigen Gestalten bis zu Baumgrösse. Die meisten sind hygrophil und



Fig. 116. Waldlandschaft auf den Seychellen. Im Vordergrund: Gleichenia dichotoma Willd. Im Hintergrund: Palmen (Verschaffeltia splendida Wendl.), Pandanus Hornei Balf. f. Nach einer Photographie von Herrn Dr. A. Brauer.

schattenliebend, so dass nur feuchte Wälder einen grossen Farnreichthum aufweisen. Ausserdem sind sie der Mehrzahl nach nicht ausgesprochen megatherm, sondern ziehen ein mildes, wenn auch möglichst gleichmässiges Klima vor, so dass die grösste Massenentwickelung der Farne, namentlich auch diejenige der baumartigen Formen, sich weniger im Tieflande als in kühleren Gebirgslandschaften zeigt.

Drei Farnordnungen sind ausschliesslich tropisch, die Gleicheniaceen, Schizaeaceen, und Marattiaceen. Die Gleicheniaceen sind wiederholt dichotomisch verzweigte, sehr eigenartig aussehende Farne, die im Gegensatz zu den meisten ihrer tropischen Verwandten, offene sonnige

Standorte, und zwar meist in grossen Gesellschaften bewohnen. Namentlich gilt das letztere von der in der Tropenzone beinahe kosmopolitischen und überall gemeinen Gleichenia dichotoma (Fig. 116 im Vordergrund).

Die Schizaeaceen (z. B. Aneimia, xerophile Gattung, vornehmlich im Inneren Brasiliens; Lygodium-Arten, in Regenwäldern kletternd) und die Marattiaceen (z. B. Angiopteris evecta, riesige krautige Form mit kopfgrossem, rundem, oberirdischem Stamm, in Ostasien) sind niemals Hauptbestandtheile von Formationen.



Fig. 117. Dioon edule. Mexico: Cerro colorada, s. ö. v. Jalapa. Nach einer Photographie des Herrn Prof. Dr. Stahl.

Vorwiegend, jedoch nicht ausschliesslich tropisch sind die Cyatheaceen, zu welchen beinahe sämmtliche Baumfarne gehören (Arten von Cyathea, Dicksonia, Alsophila) und die Hymenophyllaceen, kleine, oft moosartige Kräuter mit durchsichtigem Laube, welche in feuchten, schattigen Wäldern Baumstämme und Felsen überziehen, ähnlich wie bei uns die Moose.

Die grosse Masse der tropischen Farne gehört zu der auch bei uns vornehmlich vertretenen Ordnung der Polypodiaceen und zum

beträchtlichen Theile zu denselben Gattungen. namentlich Polypodium, Aspidium, Asplenium, Pteris etc. Nur wenige und seltene Polypodiaceen sind baumartig.

Die Lycopodiaceen sind weit weniger hervortretend als die Farne, aber immerhin von grösserer Bedeutung als in den temperirten Floren. Selaginella-Arten bilden oft die hauptsächliche Bedeckung des Waldbodens, Lycopodium cernuum ist an lichten Stellen ungemein häufig, andere Arten von Lycopodium, sowie solche von Psilotum sind stellenweise häufige Epiphyten.



Fig. 118. Cocos nucifera am Strande. Seychellen. Nach einer Photographie von Herrn Dr. A. Brauer.

Die Equisetaceen sind nicht stärker entwickelt als in den temperirten Zonen.

Gymnospermen.

Die Gymnospermen haben für die Megathermenfloren eine ganz untergeordnete Bedeutung. Die Coniferen fehlen gänzlich; sie finden sich zwischen den Wendekreisen nur im Hochgebirge, jenseits des tropischen Klimas. Die Cycadeen (Fig. 117) bilden zwar sehr charakteristische, aber der Zahl der Arten und Individuen nach untergeordnete Erscheinungen und das letztere aber nicht das erstere gilt auch von

den in ihren vegetativen Organen mit Dicotyledonen ganz übereinstimmenden Gnetumarten.

Monocotylen.

Die Monocotylen liefern die charakteristischsten Erscheinungen der Tropenflora. In erster Linie gilt dieses von den Palmen, die ihre überwiegende Bedeutung für tropische Landschaften allerdings zum grösseren Theile der Cultur verdanken. Das letztere gilt namentlich von der Cocospalme, Cocos nucifera, deren die meisten tropischen Küsten bedeckende Haine wohl nur ausnahmsweise ohne Mitwirkung des Menschen entstanden sind. (Fig. 118 und 226). — In den tropischen Culturländern wird man ferner stets die aus den Antillen und Südflorida stammende Königspalme, Oreodoxa regia, die stattlichste ihres Geschlechts, angepflanzt finden. Berühmt sind die von Oreodoxa gebildeten Alleen in Rio de Janeiro und auf Ceylon. Zu den gewöhnlichsten Culturpalmen gehört ferner die nur als Nutzpflanze hervorragende Arenga saccharifera. In Ostasien, namentlich im malayischen Archipel, wird man schon von ferne an dem Auftreten der Betelpalme Areca Catechu (Fig. 123), die Anwesenheit menschlicher Ansiedelungen erkennen. Der dünne, aber hohe und pfeilgerade Stamm trägt eine



Fig. 119. Oreodoxa regia. Junges Exemplar im tropischen Regenwald Südflorida's. Aus „Garden and Forest“.

kleine Krone smaragdgrüner Blätter. Vornehmlich als Zierbaum endlich sieht man die eigenartige Caryota urens, deren doppeltgefiederte Blätter dreieckige Fiedern tragen und einigermaassen an Adiantum erinnern. Noch eine grosse Anzahl anderer Palmen werden als Nutz- oder Zierbäume cultivirt, jedoch ohne so allgemein verbreitete Erscheinungen darzustellen, z. B. zahlreiche Fächerpalmen, die Sagopalmen (Metroxylon Rumphii Mart. und M. laeve Mart.), Phytelephas macrocarpa etc.

In den natürlichen Landschaften sind die Palmenarten nach den einzelnen Gebieten sehr wechselnd, oft derart, dass eine der baumartigen die anderen sehr überwiegt. (Vgl. z. B. Fig. 116 und 121.) Neben den Bäumen sind auch Lianen (Calamus, Desmoncus) sowie kurzstämmige



Fig. 120. Wäldchen von Phoenix silvestris auf sumpfigem Boden bei Bombay. Nach einer Photographie von Herrn Prof. Dr. Deichmüller.

(z. B. Geonoma-Arten) oder stammlose Formen in den Wäldern selten fehlend. Palmen wachsen auch zerstreut in Savannen (z. B. Hyphaene-Arten, Copernicia tectorum etc.). Eigene Formationen, Palmenhaine, bilden sie vornehmlich auf sumpfigem oder häufig überschwemmtem Boden, z. B. Mauritia setigera auf Trinidad, andere Mauritia-Arten im nördlichen Süd-Amerika, Phoenix silvestris in Vorderindien (Fig. 120), Nipa fruticans in der ostasiatischen Mangrove (Fig. 226 u. 227).

Nächst den Palmen gehören die baumartigen Gräser, namentlich Arten von Bambusa und Dendrocalamus (Fig. 113) zu den charakteristischsten Formen tropischer Landschaften. Allerdings fehlen sie ebenso wie die Palmen, nicht ganz in den subtropischen Zonen und gehen in Japan bis in die kühle gemässigte Zone hinein. Die Bambusen verdanken ihr massenhaftes Vorkommen im grösseren Theile der Tropenzone (Afrika ist daran arm) vorwiegend der Cultur. Doch

sind sie auch im wilden Zustande häufig. Die grössten Formen wachsen zerstreut im Walde zwischen anderen Bäumen oder bilden selbständige Wälder (Fig. 207); kleinere Formen sind als Unterholz häufig.

Sehr eigenartige und stellenweise sehr häufige, jedoch selten massenhaft auftretende Formen der megathermen Floren sind die Pandanus-Arten (Fig. 115, 116, 122). Sie sind auf die alte Welt beschränkt. Vornehmlich sieht man sie auf dem Meeresstrande, jedoch auch in Wäldern; nur sehr selten bilden sie selbständige Bestände.



Fig. 121. Lodoicea Seychellarum, wildwachsend. Insel Praslin, Seychellen. Nach einer Photographie des Herrn Dr. A. Brauer.

Die Araceen pflegen in tropischen Waldlandschaften durch ihr massenhaftes Auftreten und die Mannigfaltigkeit ihrer Arten einen hervorragenden Platz einzunehmen. Man findet unter ihnen Lianen (z. B. Philodendron-, Monstera-, Pothos-Arten), Epiphyten (z. B. Anthurium-, Philodendron-Arten), und viele, oft gesellig wachsende Bodenkräuter. Zu ihnen gehören einige der merkwürdigsten Erzeugnisse der Tropen, wie beispielsweise der gigantische Amorphophallus Titanum auf Sumatra. Araceen sind auch wichtige Bestandtheile der Sumpfflora (Colocasia-, Alocasia-Arten etc.).

Die Scitamineen sind als manneshohe Stauden häufige und

hervorragende Bestandtheile der Waldflora. Die Bananen (Musa paradisiaca und M. sapientum) (Fig. 49) gehören nicht bloss zu den allgemeinsten und auffälligsten Culturpflanzen, sondern sind, in Asien, auch im Walde häufig. Für den tropisch-amerikanischen Wald sind namentlich die Heliconien, für den asiatischen verschiedene Zingiberaceen charakteristisch. Madagascar besitzt die einzige baumartige Form der Ordnung, Ravenala madagascariensis, den Baum der Reisenden, welcher in allen tropischen Culturländern als Zierbaum gezogen wird (Fig. 123).

Endlich sind unter den als Florenbestandtheile hervortretenden Monocotylen-Familien die Orchideen zu nennen, die namentlich als Epiphyten eine erstaunliche Formenmannigfaltigkeit entwickeln, und für das tropische Amerika, die ebenfalls vorwiegend epiphytisch lebenden Bromeliaceen. Die grasartigen Eriocaulaceen sind, namentlich in Arten der Gattung Paepalanthus, wesentliche Bestandtheile der südamerikanischen Grasflurgebiete und die, wie die letzterwähnte Familie zu der Ordnung der Enantioblasten gehörenden Commelinaceen sind, namentlich in Arten der Gattung Commelina, sehr verbreitet.



Fig. 122. Pandanus australiana. Botanischer Garten zu Buitenzorg. Nach einer Photographie von Herrn Dr. G. Karsten.

Mehrere der für die temperirten Zonen, wichtigsten monocotylen Familien, wie Cyperaceen, Juncaceen, Liliaceen, Amaryllidaceen haben abgesehen von einzelnen, nicht ausschliesslich tropischen Gattungen (Smilax, Agave, Fourcroya etc.) meist nur untergeordnete Bedeutung.

Dicotylen.

Die Dicotylen überwiegen in der Tropenflora die Monocotylen um ein Beträchtliches und die Zahl der rein tropischen Familien ist unter ihnen beträchtlich grösser. Ihre Merkmale sind jedoch weit weniger augenfällig, so dass ein wesentlich nur von Dicotylen zusammengestelltes Vegetationsbild einem solchen der temperirten Zonen häufig sehr ähn-

lich aussieht. Wo hervorstechende Eigenthümlichkeiten zum Vorschein treten (eigenartige Verzweigung, abweichende Stellung der Blätter zum Horizont, Plankengerüste, Luftwurzeln, Epiphyten etc.) sind dieselben in der Regel nicht Familienmerkmale, sondern in den verschiedensten Formenkreisen wiederkehrende ökologische Anpassungen.

Die Verbreitung der Amentaceen in den Tropen ist derjenigen der Coniferen vergleichbar, indem sie in höheren Gebirgsregionen jen-



Fig. 123. Aus dem botanischen Garten zu Singapore. Die Palme links: Areca Catechu. Rechts: Ravenala madagascariensis. Nach einer Photographie des Herrn Prof. Kükenthal.

seits des Megathermenklimas ein beträchtliches Contingent der Flora liefern, während sie für das Tiefland bedeutungslos sind. Sie gehen dem letzteren doch nicht, wie die Nadelhölzer, vollständig ab; es giebt vielmehr einige megatherme Eichen, z. B. in Mexiko und, nach eigenen Beobachtungen, in den Wäldern bei Singapore.

Die Urticinen haben für die tropische Zone ganz hervorragende Bedeutung, die Moraceen in erster Linie durch die Gattung Ficus mit

ihren zahlreichen baumartigen und strauchartigen Arten, sodann durch die Gattung Artocarpus, zu welcher einige der häufigsten Culturbäume der Tropen gehören (Artocarpus incisa, der Brotbaum; A. integrifolia, der Jackbaum), die Urticaceen durch zahlreiche Gattungen meist strauchiger und krautiger Arten.

Unter den Polygoninen sind die Piperaceen ausschließlich megatherm. Sie sind namentlich in den Regenwäldern durch viele strauchige und krautige Bodenpflanzen, sowie durch wurzelkletternde Lianen und Epiphyten vertreten. Die Polygonaceen sind auf wenige, vorwiegend baumartige Arten beschränkt.

Die Familien, welche bei uns die Centrospermen vornehmlich repräsentiren, nämlich die Caryophyllaceen und Chenopodiaceen sind beinahe ausschliesslich mesotherm und für die Tropen bedeutungslos. Dagegen sind Amarantaceen als unscheinbare Kräuter, seltener als Holzgewächse sehr häufig. Die Phytolaccaceen und Nyctaginaceen sind vorwiegend tropisch amerikanisch.

Die für die nördlich temperirte Zone wichtigste Familie unter den Polycarpiern, diejenige der Ranunculaceen, ist meso- und mikrotherm und daher zwischen den Wendekreisen nur im Hochgebirge vertreten. Auch die Magnoliaceen treten gegenüber der nordtemperirten Zone zurück. Die für die Tropen wichtigste Familie ist diejenige der Lauraceen, zu welcher zahlreiche Waldbäume, auch Sträucher und der häufige krautige Parasit Cassytha gehören. Die rein tropischen Familien der Anonaceen, Myristicaceen, Monimiaceen sowie, im Gegensatz zu den verwandten mesothermen Berberidaceen, die Familie der Menispermaceen steuern zahlreiche Holzpflanzen bei.

Die Rhoeadinen zeigen sich beinahe auf die Capparidaceen beschränkt. Die wenigen Cruciferen sind meist Bergbewohner.

Unter den Cistifloren befinden sich mehrere rein megatherme, in den Tropen reich vertretene Familien der Holzpflanzen, wie die Clusiaceen, Dilleniaceen, Ochnaceen, Dipterocarpaceen, Bixaceen, ferner die auch Mesothermen umfassenden Ternstroemiaceen und die aus tropisch-amerikanischen Lianen und Epiphyten bestehenden Marcgraviaceen. Auch die tropischen Violaceen sind vorwiegend holzig, zum Theil baumartig. Unter den krautigen Familien haben die Nepenthaceen für die östlichen Tropen hervorragende Bedeutung.

Unter den Columniferen ragen die rein megathermen Bombaceen durch mächtige Dimensionen, namentlich durch beträchtliche Dicke ihrer Stämme, sowie durch prächtigen Blüthenschmuck hervor. Die verwandten Malvaceen, die Tiliaceen und die rein tropischen Sterculiaceen sind sowohl in holzigen, wie in krautigen Arten wichtige Bestandtheile der tropischen Floren.

Die Gruinales haben geringere Bedeutung. Die Oxalidaceen,

Tropaeolaceen und die in Ostindien sehr häufigen Balsaminaceen sind meist durch Kräuter vertreten; die Geraniaceen fehlen.

Die Terebinthinen besitzen namentlich für die Gehölzflora trockenerer Gebiete hervorragende Bedeutung. Ihre Familien sind ausschliesslich (Meliaceen, Simarubaceen, Burseraceen) oder nur theilweise (Rutaceen, Anacardiaceen, Zygophyllaceen) megatherm.

Unter den Aesculinen sind die Sapindaceen ganz vorwiegend megatherm, die Malpighiaceen sind es ausschliesslich und namentlich unter den Lianen häufige Erscheinungen. Die Erythroxylaceen und Vochysiaceen (Amerika) sind ebenfalls megatherm, aber weniger artenreich, die Polygalaceen sind vertreten, die Aceraceen fehlen.

Die Frangulinen liefern in ihren Familien der Celastraceen, Hippocrateaceen (beinahe rein megatherm), Aquifoliaceen, Vitaceen (namentlich Cissus) und Rhamnaceen eine grosse Anzahl Holzgewächse, namentlich Lianen.

Die Trikokken sind in ihrer wichtigsten Familie der Euphorbiaceen, vorwiegend megatherm und steuern zu der tropischen Flora eine grosse Anzahl baumartiger, strauchiger und krautiger, namentlich zu der grossen Gattung Croton gehöriger Arten bei.

Die grösste Familie der Umbellifloren, diejenige der Umbelliferen, ist beinahe ausschliesslich mesotherm, so dass sie sich zwischen den Wendekreisen wohl auf den Gebirgen, aber nur mit sehr wenigen Arten in den Tiefländern zeigt. Die Cornaceen sind ebenfalls nur im Hochland vertreten, während die Araliaceen auch im Tiefland Vertreter aufweisen.

Die Saxifraginen, nämlich die Crassulaceen, Saxafragaceen, Hamamelidaceen, Platanaceen und Podostemaceen sind, mit Ausnahme der letztgenannten, nur aus Wasserpflanzen bestehenden Familie, ganz vorwiegend mesotherm und für die Tropen von geringer Bedeutung.

Die für sich allein die Ordnung der Opuntinen bildende amerikanische Familie der Cactaceen hat in den trockenen Gebieten des tropischen Amerika zahlreiche Vertreter, in den Regenwäldern gehören ihr einige häufige Epiphyten und Lianen.

Die Passiflorinen sind beinahe ausschliesslich megatherm und in erster Linie durch die Passifloraceen, Begoniaceen und Flacourtiaceen, ferner durch die Loasaceen (Amerika), Samydaceen, Turneraceen, Caricaceen, in theilweise häufigen und hervorragenden Arten vertreten.

Die Myrtifloren bestehen in den Melastomaceen, Combretaceen und Rhizophoraceen ausschliesslich aus megathermen Arten, von welchen diejenigen der erstgenannten Familie, als schön blühende Sträucher und Kräuter, namentlich in Amerika eine wesentliche Rolle zu spielen pflegen, während zu den beiden letzteren die meisten Sträucher und Bäume

der Mangroven[1]) gehören. Auch die Oenotheraceen und Lythraceen fehlen nicht.

Unter den Rosifloren sind die Chrysobalaneen ausschliesslich megatherm, während die anderen Gruppen der Rosaceen beinahe ausschliesslich aus Mesothermen bestehen und daher zwischen den Wendekreisen nur als Gebirgspfanzen auftreten.

Die drei Familien der Leguminosen, die Mimosaceen, Caesalpiniaceen und Papilionaceen gehören zu den allerwichtigsten Formenkreisen der tropischen Flora. Sie umfassen Bäume, Sträucher und Kräuter, die häufig klettern und sind für feuchte und trockene Gebiete, für Gehölze und Grasfluren gleich bedeutungsvoll; viele sind durch schöne Blüthen ausgezeichnet. (Die verschiedenen vorläufig als Hysterophyten zusammengestellten Familien sind ganz vorwiegend makrotherm und enthalten manche der eigenartigsten Erzeugnisse der tropischen Floren, namentlich unter den Aristolochiaceen, Rafflesiaceen und Balanophoraceen.)

Die Ericinen sind mit wenig Ausnahmen mesotherm und daher für die eigentliche Tropenflora ganz bedeutungslos. Hingegen haben sie zahlreiche Arten in den Gebirgsfloren aufzuweisen (Vaccinieen, Rhododendron etc.).

Unter den Primulinen sind die Myrsinaceen ausschliesslich tropisch, während die Plumbaginaceen nur eine kleine Anzahl megathermer Arten enthalten und die wenigen Primulaceen Hochgebirgspflanzen sind.

Die Familien der Diospyrinen (Ebenaceae, Diospyraceae, Sapotaceae) bestehen beinahe ausschliesslich aus tropischen Holzgewächsen. Mehrere Sapotaceen werden allgemein cultivirt.

Unter den Contorten sind die Loganiaceen, Apocynaceen und Asclepiadaceen in vielen Arten der verschiedensten Wuchsform vorhanden, während die Oleaceen und Gentianaceen, als mesotherme Familien, nur Gebirgsbewohner aufzuweisen haben.

Die Tubifloren besitzen viele megatherme Arten unter den Convolvulaceen und die durch Beerenfrüchte ausgezeichnete Asperifolieengruppe der Cordieen ist rein tropisch.

Die für die Tropen wichtigste Familie in der Ordnung der Personaten ist diejenige der Solanaceen, zu welcher sehr zahlreiche Kräuter und Sträucher und einige kleine Bäume gehören. Die ganz vorwiegend megathermen Familien der Bignoniaceen, Gesneraceen und Acanthaceen haben zahlreiche Vertreter und die Lentibulariaceen sind namentlich mit Utricularia-Arten vorhanden. Dagegen sind die Scrophulariaceen sehr schwach entwickelt.

Unter den Labiatifloren haben die Verbenaceen, zu welchen sowohl baumartige, als strauchige und krautige Arten gehören, grössere Wichtigkeit als die relativ schwach entwickelten Labiaten.

---

[1]) Vgl. über die Mangroven Kapitel VI dieses Abschnitts.

Die megathermen Campanulinen sind auf die Lobeliaceen, Goodeniaceen und Cucurbitaceen beschränkt; die Campanulaceen sind mesotherm und in den Tropen daher nur Bergbewohner.

Die Rubiaceen, die grösste der drei Familien der Rubiinen, gehören durch die grosse Zahl der Arten und durch die wesentliche Rolle, welche viele ihrer Vertreter durch ihre Häufigkeit spielen, zu den wichtigsten Formengruppen der tropischen Vegetation. Dagegen sind die Caprifoliaceen im tropischen Tiefland äusserst spärlich und die Valerianaceen fast gar nicht vorhanden.

Die Compositen haben für die tropische Zone ungefähr die gleiche grosse Bedeutung wie für die temperirten Zonen; megatherm sind nur wenige Liguliforen, hingegen zahlreiche, theilweise besondere Gruppen bildende Tubulifloren Die meisten tropischen Compositen sind Kräuter, aber auch Lianen und kleine Bäume kommen unter ihnen vor. Die Dipsacaceen, welche mit den Compositen und der kleinen Familie der Calyceracee die Ordnung der Aggregaten bilden, sind meist mesotherm und in den Tropen beinahe nur Gebirgspflanzen.

Auswahl der Literatur.

1. Die Klimate.

Die allgemein klimatischen Angaben sind vornehmlich aus: Hann, Handbuch der Meteorologie. 2. Aufl. Stuttgart 1897 entnommen.

Burgerstein, Alf. Ueber die Transpirationsgrösse von Pflanzen feuchter Tropengebiete. Berichte d. deutschen botan. Gesellsch. 15. Jahrg. 1897.

Giltay, E. Vergleichende Studien über die Stärke der Assimilation in den Tropen und im mitteleuropäischen Klima. Pringsheim's Jahrbücher für wissensch. Botanik. Bd. 30. 1897.

Haberlandt, G. Ueber die Grösse der Transpiration im feuchten Tropenklima. Pringsheim's Jahrb. für wissensch. Botanik. Bd. XXXI. 1897.

— Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt. Sitzungsber. d. k. Akad. zu Wien, math.-naturw. Klasse, Bd. CI 1892, Bd. CIII 1894, Bd. CIV 1895.

Johow, Fr. Ueber die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortsverhältnissen. Pringsheim's Jahrbücher. Bd. XV. 1884.

Kraus, G. Das Längenwachsthum der Bambusrohre. Ann. du jard. botan. de Buitenzorg. Vol. XII (nur in Ref. zugänglich).

Maxwell, W. The rate of growth of banana leaves. Botan. Centralbl. Bd. 6 7. 1896.

Stahl, E. Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Botanische Zeitung 1894.

Wallace, A. R. Die Tropenwelt nebst Abhandlungen verwandten Inhalts. Deutsch von D. Brauns. Braunschweig 1879.

Wiesner, J. I. Ueber den vorherrschend ombrophilen Charakter des Laubes der Tropengewächse. Sitzb. d. k. Akad. zu Wien. Bd. 103. 1 Abth. 1894.
— II. Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete. Erste Abhandlung. Orientirende Versuche über den Einfluss der sogenannten chemischen Lichtintensität auf den Gestaltungsprocess der Pflanzenorgane. Sitzungsb. d. k. Akad. zu Wien. Bd. 102. 1893.
— III. Beobachtungen über die fixe Lichtlage der Blätter tropischer Gewächse. Sitzungsb. d. k. Akad. zu Wien. Bd. 103. Abth. 1. 1894.
— IV. Untersuchungen über den Lichtgenuss der Pflanzen mit Rücksicht auf die Vegetation von Wien, Cairo und Buitenzorg (Java). Sitzungsb. d. k. Akad. zu Wien. Bd. 104. Abth. 1. 1895.
— V. Beiträge zur Kenntniss des tropischen Regens. Ibid.: Bd. 104. Abth. 1. 1895.

2. Die Floren.

Die Angaben über Vorkommen und Fehlen der Familien in den Tropen sind in erster Linie dem Werke Engler's und Prantl's, fortges. von Engler: Die natürlichen Pflanzenfamilien, entlehnt.

Benutzt wurden ausserdem:

Christ, H. Die Farnkräuter der Erde. Jena, G. Fischer, 1897.
Möller, A. Ueber einige besonders auffallende Pilze Brasiliens. S. A. S. l. 1898.

II. Die periodischen Erscheinungen der Vegetation in den Tropen.

1. Allgemeinheit der Periodicität in den Functionen der Pflanzen. Keine absolute Ruhezeit, sondern nur Ruhezeit einzelner Vorgänge. Vorkommen der Periodicität in der tropischen Vegetation. **2. Periodicität in der vegetativen Sphäre.** § 1. Laubwechsel. Häufigkeit des periodischen Laubfalls in den Tropen. Verschiedenartiges Aussehen der Bäume in den Trockenzeiten. Jahreszeiten und Vegetation in den Campos. § 2. Wachsthum. Periodisches Laubabwerfen bei gewissen Arten von der Jahreszeit unabhängig. Individuelle Periodicität der einzelnen Sprosse vieler Tropengewächse. Temperirte Holzgewächse in den Tropen. **3. Periodicität in der sexuellen Sphäre.** § 1. Allgemeines. Zeitliche Trennung der vegetativen und reproductiven Thätigkeit. § 2. Immerfeuchte Gebiete. Ungleichzeitiges Blühen der verschiedenen Zweige bei Holzpflanzen. Gleichzeitiges Blühen aller Stöcke einer Art ohne Beziehung zur Jahreszeit. Beziehungen zwischen Blüthenbildung und Laubfall. § 3. Periodisch trockene Gebiete. Blüthenreichthum in den trockenen Jahreszeiten und zu Beginn der nassen, Blüthenarmuth auf der Höhe der nassen Jahreszeiten. Die nasse Jahreszeit die Zeit der Fruchtreife. § 4. Spezielle Belege. Klima und Blüthezeit auf Java, im nordwestlichen Indien, auf Ceylon, in British-Guiana. **4. Die Caesalpiniaceen im Botanischen Garten zu Buitenzorg.**

1. Allgemeinheit der periodischen Erscheinungen.

Die periodischen Erscheinungen der tropischen Vegetation sind bisher wenig untersucht worden. Als Ergebnis der spärlichen und meist unrichtigen Angaben der Reisenden hat sich ziemlich allgemein die Vorstellung eingebürgert, dass in immerfeuchten tropischen Gebieten die vegetative und reproductive Thätigkeit ununterbrochen vor sich geht, während die wohl ausgeprägten Trockenzeiten anderer Gebiete Ruhezeiten der Vegetation hervorrufen sollen.

Beobachtungen in tropischen Gebieten mit reichlichem Regen zu allen Jahreszeiten haben mich gelehrt, dass auch da die Lebensvorgänge in der Pflanze eine rhythmische Abwechselung von Perioden der Ruhe und

Bewegung aufweisen. Allerdings beruht diese Anschauung auf einer von der gewöhnlichen abweichenden Auffassung der Ruhezeiten.

Neuere Untersuchungen, namentlich diejenigen von Sachs und Müller-Thurgau haben zur Genüge erwiesen, dass es Ruhezeiten der gesammten Lebensvorgänge nicht giebt, sondern nur Ruhezeiten für bestimmte Functionen. Die Pflanze ist während der „Winterruhe" keineswegs inactiv. Stärke wird in manchen Bäumen in Oel umgewandelt; die Chlorophyllkörner der Coniferen erzeugen rothe Farbstoffe; die Epidermis der Blätter vieler Kräuter bildet Cyanophyll; die Wurzeln setzen ihr Längenwachsthum fort; die Winterknospen erhalten, in Folge unsichtbarer Vorgänge, die Fähigkeit der Fortentwickelung, die ihnen in der warmen Jahreszeit fehlte u. s. w. Stillstand herrscht dagegen meist in Bezug auf Anlage, Längen- und Dickenwachsthum der Sprosse, doch giebt es hierin Ausnahmen. Die Assimilation erleidet eine Abschwächung, aber nur bei starkem Frostwetter eine gänzliche Unterbrechung.

Im Frühjahr hört in temperirten Zonen die Ruhezeit für die Wachsthumsvorgänge auf; Laubsprosse und Blüthen werden ausgebildet; die Functionen der Ernährung, namentlich der Umsatz schon assimilirten Materials, treten in lebhafte Thätigkeit. Dagegen stellt sich für die an niedere Temperaturen gebundenen Functionen Ruhezeit ein.

Im Sommer herrscht grösste Bewegung auf dem Gebiete der Ernährung, namentlich in Bezug auf Assimilation der Rohstoffe. Das Dickenwachsthum der Axen, das Dicken- und Längenwachsthum der Wurzeln sind in voller Thätigkeit, dagegen herrscht, nach der Fertigstellung der Winterknospen, in der Regel Ruhe in den Gipfelmeristemen der Sprosse. Auf dem Gebiete der Reproduction ist, je nach der Art, Bewegung oder Ruhe.

Der Herbst ist eine Zeit der Abschwächung, der beginnenden Ruhe auf den meisten Gebieten. Bei einigen Arten jedoch tritt erst während desselben die reproductive Thätigkeit aus der Ruhe heraus.

Es giebt demnach in den temperirten Zonen keine Jahreszeit, die nicht gewisse Functionen des Pflanzenlebens in Bewegung setzen, andere dagegen zur Ruhe bringen würde. Allerdings wiegt während des Herbstes und des Winters der Stillstand, während des Frühjahrs und des Sommers die Bewegung vor, so dass man von einer relativen Ruhe- und Vegetationszeit sprechen darf, doch ist in keiner Jahreszeit der eine Zustand allein vorhanden.

Die tropischen Gewächse sind ebenso wie diejenigen kühler und kalter Zonen der periodischen Abwechselung von Ruhe und Bewegung unterworfen. Wo eine scharfe klimatische Periodicität herrscht, zeigen sich die Functionen des pflanz-

lichen Organismus auch in den Tropen, von ihr wesentlich beeinflusst. So wirken trockene Jahreszeiten in mancher Hinsicht wie kalte. Je weniger ausgeprägt die Periodicität des Klimas, desto unabhängiger ist die Periodicität in der Pflanze von ihrem Einfluss. Innere Ursachen sind in dem nahezu gleichmässigen Klima für die Abwechselung von Ruhe und Bewegung vorwiegend oder allein maassgebend. Aufgegeben wird solche Rhythmik jedoch niemals, denn sie ist im Wesen des Organismus und nicht in den äusseren Bedingungen begründet. Ihr Zusammenhang mit den letzteren ist eine secundäre Erscheinung, eine Anpassung.

So ist auch das Bild allgemeiner und continuirlicher Bewegung, welches die meisten Reisenden von der Vegetation in immerfeuchten Tropenregionen mitgenommen haben, ein Trugbild. Dem aufmerksamen Beobachter zeigt sich überall neben der Bewegung, die Ruhe, und beide Zustände vertauschen ihre Plätze fortwährend, wie die Theile eines Kaleidoskops. Der Unterschied zwischen einer solchen Vegetation und einer dem Einfluss abwechselnd günstiger und ungünstiger Jahreszeiten unterworfenen, beschränkt sich darauf, dass im ersteren Falle die Summe von Ruhe und Bewegung in jedem Zeitabschnitte annähernd die gleiche bleibt, während sie im zweiten Falle periodisch zu- und abnimmt.

2. Periodicität in der vegetativen Sphäre.

§ 1. **Laubwechsel.** Trotz zahlreicher anderslautender Angaben der Reisenden ist die Anschauung immer noch vorherrschend, dass die Tropenwälder weitaus zum grössten Theile immergrün sind und wesentlich nur immerfeuchte Gebiete bewohnen, während Gebiete mit ausgesprochenen Trockenzeiten nur an den Ufern der Gewässer Waldwuchs aufweisen sollen. Diese unrichtige Vorstellung hängt mit der nicht minder unrichtigen Annahme zusammen, dass trockene Jahreszeiten dem Walde unzuträglich sind.

In der Wirklichkeit sieht die Sache ganz anders aus. Der tropische Wald ist zum grössten Theile aus periodisch unbelaubten Bäumen zusammengesetzt und ist, wie früher (S. 180) gezeigt wurde, sogar von Gebieten mit sehr dürren und heissen Jahreszeiten keineswegs ausgeschlossen. Die indischen Forstbotaniker, namentlich Brandis und Kurz haben uns zuerst mit den unterscheidenden Eigenthümlichkeiten der immergrünen und der regengrünen Wälder bekannt gemacht. Die Gehölze in Gebieten mit periodischen noch ausgeprägten Trockenzeiten bieten während der letzteren mehr Aehnlichkeit mit unseren Gehölzen im Winter als mit den dichten und üppigen

Regenwäldern, als welche gewöhnlich die Tropenwälder im Allgemeinen dargestellt werden. Allerdings ist das Bild der Ruhe, wie es die Trockenzeit hervorruft, weit weniger gleichmässig als dasjenige einer Winterlandschaft in temperirten Zonen.

So behalten die Gehölze in der Nähe der Gewässer vielfach, auch während der Trockenzeit, ihre gesammte Belaubung oder doch einen grossen Theil derselben und stellen grüne Streifen und Flecken in dem sonst vorwiegend braunen und grauen Landschaftsbilde. Auch ausserhalb des Bereichs der Wasserinfiltration machen sich Unterschiede der chemischen und physikalischen Beschaffenheit des Bodens auf Zeit und Ergiebigkeit des Laubfalls gelten. So verzögert grössere Feuchtigkeit des Bodens das Ablösen der Blätter und beschleunigt die Entfaltung der Laubknospen. Auch hat Warming beobachtet, dass die auf Kalkboden wachsenden Gehölze kahler werden, als auf anderen Bodenarten.

Ausserdem kommen specifische Unterschiede der Holzgewächse zur Geltung. Unter gleichen äusseren Bedingungen werden einige derselben schon vor Ende der Regenzeit entlaubt, andere werfen ihre Blätter am Anfang der Trockenzeit, wieder andere thun es ganz allmählich im Laufe mehrerer Monate, andere endlich bleiben bis zur Entfaltung der Ruheknospen belaubt. Bei einigen Bäumen soll sogar, nach Warming, der Laubfall in manchen Jahren ganz ausbleiben. Die Buntheit des Bildes wird noch dadurch erhöht, dass einzelne immergrüne Bäume im laubabwerfenden Walde eingesprengt zu sein pflegen.

Solche Unterschiede zeigen sich allerdings wesentlich nur da, wo die Trockenzeiten nicht sehr lang oder nicht ganz regenlos sind. Die dürren Savannenwälder an der Grenze der Llanos von Venezuela (Prov. Maturin) fand ich, abgesehen von einer kleinen immergrünen Baumart, Rhopala complicata, ebenso vollkommen entlaubt, wie im deutschen Wald im Winter; sie bildeten den auffallendsten Contrast zu den schmalen, aber dichten Waldstreifen längs der Wasserläufe, die ihre Belaubung beibehalten hatten.

Die Grasflur in den Tropen, meist als Savanne (S. 176) auftretend, zeigt sich während der Trockenzeit, falls nicht durch die üblichen Brände verkohlt, von strohartig trockenen Gräsern bedeckt, zwischen welchen nur vereinzelte Pflanzen grün sind und blühen. Einen auffallenden Contrast bilden zu solcher Grasnarbe trockene und, in der Sonne, brennend heisse Felsblöcke, mit ihrer Vegetation von Succulenten und anderen immergrünen Xerophyten, wie Cacteen, Bromeliaceen, Orchideen, die gerade in der Trockenzeit zu blühen pflegen.[1])

Warming stellt folgendermaassen den Zusammenhang zwischen Vegetation und Jahreszeit für die Campos von Minas Geraes in Brasilien dar:

---

[1]) Eigene Beobachtung in Venezuela.

Winter (Mai—Juli). Grösste Kälte und Trockenheit. Gras der Campos strohartig. Der Laubfall beginnt, setzt sich aber in den Frühjahrsmonaten fort. Einige Bäume verlieren schon ihr ganzes Laub, einige thun es erst im Frühjahr. Der Laubfall ist weit stärker und allgemeiner in den Campos (Savannen) als in den Wäldern.

Frühjahr (August—Oktober). Zunahme der Feuchtigkeit und Wärme; im Oktober beginnen meist die Regen. Der Laubfall setzt sich fort und wird allgemeiner. Während dieser Monate verlieren die meisten Bäume ihr Laub, jedoch zeigen sich gleichzeitig, oder schon etwas früher, die jungen Blätter, so dass der Wald stets grün bleibt. Die meisten Blätter verbleiben 12—14 Monate an den Bäumen, etwas länger im Wald als im Campo. Einige Stämme behalten ihr Laub 24 Monate oder noch länger. Im Ganzen betrachtet dauert die Laubbildung über ein halbes Jahr; bei den einen Arten länger, bei anderen weniger lang. Die neuen Blätter entwickeln sich vor dem Beginne der Regen.

Sommer (November—Januar). Regenzeit. Der Laubfall hat aufgehört. Manche Arten erzeugen zum zweiten Male Blätter. Einige scheinen drei Generationen von Trieben zu bilden.

Herbst (Februar—April). Fortsetzung der Regenzeit nach einer trockenen Unterbrechung im Januar—Februar). Der Laubfall beginnt im März, vor Schluss der Regenzeit.

Je reicher die Regenzeit an Niederschlägen, desto mehr herrschen die immergrünen Bäume über die periodisch laubabwerfunden vor. In den dichten Wäldern immerfeuchter Gebiete findet Entlaubung nur noch bei den Riesen statt, deren Kronen sich kuppenartig über dem allgemeinen Laubdach erheben und daher der Trockenheit mehr ausgesetzt sind. Zu diesen periodisch kahlen Riesen gehören namentlich Feigenbäume; auch die Rasamala (Altingia excelsa), der höchste Baum der von Feuchtigkeit triefenden Wälder Java's, ist bei Beginn des trockenen Ostwinds auf kurze Zeit entlaubt.

In allen Tropengebieten mit sehr schwacher klimatischer Periodicität giebt es Holzgewächse, die ohne jede Beziehung zur Jahreszeit, in grösseren oder kürzeren Intervallen (1—6 mal jährlich) ihr Laub abwerfen; derart, dass Bäume derselben Art, unter denselben äusseren Bedingungen, sich zu ungleicher Zeit belauben und entlauben.

So sah ich z. B. in Singapore Flamboyant-Bäume (Poinciana regia) mit und ohne Laub durcheinander wachsen, und ähnliches Verhalten habe ich mancherorts für Terminalia Katappa constatiert. Aehnliches berichtet Haberlandt von Palaquium macrophyllum zu Buitenzorg. Die Zeit, während welcher solche Bäume unbelaubt bleiben, ist meist sehr kurz, 1—2 Tage z. B. bei Excoecaria Agallocha, Acer niveum, vielen Urostigma-Arten[1]).

Ich habe im botanischen Garten zu Buitenzorg Urostigma glabellum, einen riesigen Baum, der ungefähr alle zwei Monate seine Blätter

---

[1]) Koorders en Valedon l. c.

abwirft und neues Laub erzeugt, des Näheren beobachtet. Am 10. December 1889 fiel das ganze Laub, im vollkommen grünen Zustande, im Laufe des Tages ab, so dass der noch am Morgen ganz frisch aussehende Baum, am Abend wie winterkahl dastand. Am 20. December war die Laubmasse wieder nahzu ausgewachsen. Einer der in der Zwischenzeit gebildeten jungen Sprosse, der ohne Wahl gepflückt wurde, war von der Basis bis zur äussersten Blattspitze 26 cm lang, die Axe allein 12 cm lang, die Spreite des drittältesten Blattes 13 cm lang, die des jüngsten 8 cm.

Solche Fälle von der Jahreszeit unabhängiger Ent- und Belaubung können nur auf innere Ursachen zurückgeführt werden. In manchen Fällen ist solcher Laubfall ein Anzeichen, dass der Baum sich zum Blühen vorbereitet. Bei Urostigma glabellum und bei manchen anderen Arten ist jedoch solcher Zusammenhang nicht oder doch nicht nothwendig vorhanden.

Die Vermuthung liegt nahe, dass in solchen Fällen die anschwellenden Knospen den Wasserstrom an sich ziehen; doch sind noch keine Versuche darüber angestellt worden.

In den eben geschilderten Fällen zeigten sämmtliche Theile der Laubkrone gleiches Verhalten. In anderen Fällen entlauben und belauben sich die einzelnen Zweige zu ungleichen Zeiten. Ich habe solches Verhalten bei tropischen Bäumen nur in Zusammenhang mit der Blüthezeit beobachtet und werde dasselbe daher erst nachher besprechen.

§ 2. **Wachsthum.** Die immergrünen Holzgewächse in den Gebieten mit Niederschlägen zu allen Jahreszeiten sind nicht in fortwährendem Wachsthum begriffen, sondern, ebenso wie die laubabwerfenden, der periodischen Abwechselung von Ruhe und Bewegung unterworfen. Sehr in die Augen fallend ist der vegetative Rhythmus bei Bäumen, deren Laub in der Jugend sehr helle, im Alter dagegen dunkele Färbung besitzt. Da steht ein Baum wochen-, ja monatelang im dunkelen Laubkleide; seine sämmtlichen Endknospen sind im ruhenden Zustande. Auf einmal zeigt sich der dunkele Grund weiss oder hellroth getupft; die Laubknospen haben sich entfaltet. Häufiger als gleichzeitige Verjüngung der ganzen Krone ist der ungleichzeitige Uebergang der Endknospen einzelner Zweige oder Zweigsysteme aus dem ruhenden in den activen Zustand. Solche Bäume bilden dann allerdings, im ganzen betrachtet, ein Bild ununterbrochenen Treibens; doch ist, wenngleich mehr versteckt, die allen Lebensprocessen gemeinsame Abwechselung von Ruhe und Bewegung auch bei ihnen vorhanden.

Die Unabhängigkeit einzelner Sprosssysteme zeigt sich z. B. in

auffallender Weise beim Mangobaume. Sein röthliches junges Laub erscheint nicht auf einmal auf der ganzen Oberfläche der mächtigen, schwarzgrünen Krone, sondern nur an einer Stelle oder an zwei Stellen, entsprechend dem Verzweigungssystem eines dickeren Astes, deren Endknospen sich sämmtlich entfalten, während diejenigen anderer Aeste in Ruhe verharren.

Meist geht jedoch die Individualisirung der Zweige noch viel weiter. Als typisches Beispiel für die Mehrzahl der immergrünen Holzgewächse immerfeuchter Tropengebiete mag die viel cultivirte Caesalpiniacee Amherstia nobilis gelten. Hier sind, wie in vielen anderen Bäumen, alle Glieder des Verzweigungssystems von einander unabhängig, so dass stets, im buntesten Wechsel, Zweige mit ruhenden Endknospen und solche mit wachsenden Trieben in allen Stadien der Entwickelung durcheinander stehen.

§ 3. **Temperirte Holzgewächse in den Tropen.** Alle Lehrbücher wiederholen die Angabe Humboldt's, dass die Weinrebe bei Cumaná (Venezuela) das ganze Jahr belaubt sei und Früchte trage. Ich ziehe die Richtigkeit dieser Beobachtung nicht in Zweifel; dagegen ist die daran geknüpfte Vorstellung, dass diese Rebe immergrün geworden sei, im selben Sinne etwa wie eine Tanne, höchst wahrscheinlich unrichtig.

Ich habe Gelegenheit gehabt, die periodischen Erscheinungen bei Bäumen aus den temperirten Zonen in einem Klima näher zu untersuchen, das zu den gleichmässigsten der Erde gehören dürfte, nämlich in dem immer feuchten und kühlen Hochgebirge Westjava's. Der bei ca. 1500 m ü. M. gelegene botanische Garten zu Tjibodas enthält Holzgewächse aus Europa, aus dem temperirten Asien und aus Nord-Amerika, welche in der Heimath winterkahl, hier, wie die berühmte Weinrebe von Cumaná, „immergrün" geworden sind. Ich lernte sie im December und Januar kennen, also zu einer Zeit, wo sie unter ihren natürlichen Bedingungen winterkahl gewesen wären; sie waren jedoch alle reichlich mit Laub, zum Theil auch mit Blüthen und Früchten versehen.

Diese Bäume haben nichtsdestoweniger ihre Periodicität beibehalten, nur sind die einzelnen Aeste in mehr oder weniger hohem Grade von einander unabhängig geworden, so dass, zur Zeit meines Aufenthalts, manche Bäume gleichzeitig winterliche, frühjahrliche, sommerliche und herbstliche Sprosse trugen, die anderen aber meist wenigstens das Bild von zwei Jahreszeiten in ihrem Gezweige aufwiesen.

Die Unabhängigkeit von der Jahreszeit in der rhythmischen Abwechselung von Belaubung und Entlaubung, die Selbständigkeit der einzelnen Sprosssysteme eines Baumes treten bei den in die Tropen verpflanzten jungen Bäumen erst im Laufe der Jahre auf; der bereits erlittene Einfluss der Jahreszeiten auf die periodischen Erscheinungen macht sich noch lange als Nach-

wirkung geltend, um erst allmählich, durch ungleiche Verschiebungen in den verschiedenen Zweigen, verloren zu gehen.

Die im Garten zu Tjibodas cultivirten nordtemperirten Bäume waren zur Zeit meines Aufenthalts, soweit meine Beobachtungen reichen, folgende: Magnolia Yulan, Magnolia sp., Liriodendron Tulipifera, Diospyros Kaki, Pirus Malus, P. communis, Quercus pedunculata, Rhus succedanea, Olea europaea, Amygdalus communis.

Magnolia Yulan, z. B., wies folgendes Bild auf: Einzelne entlaubte Zweige mit Blatt- und theilweise Blüthenknospen; andere mit jungen Blättern und offenen Blüthen; andere mit ausgewachsenen, lederartigsteifen Blättern und vertrockneten Blüthenresten — Fruchtbildung trat nicht ein, — andere mit einzelnen, „herbstlich" verfärbten, bei Berührung leicht abfallenden Blättern.

Bei Magnolia sp. waren die „sommerlichen" Zweige mit Früchten versehen. Der in mehreren stattlichen Exemplaren vertretene Baum zeigte an seinen einzelnen Zweigen weniger grosse Unterschiede; dieselben stehen in grösserer Abhängigkeit von einander. Dagegen waren die einzelnen Bäume auf ungleichen Stadien der jährlichen Entwickelung. Die einen waren in der Tracht des ersten Frühjahres, mit ganz jungen Blättern; andere waren frühsommerlich, mit noch frischem Laube und jungen Früchten; andere noch trugen reife Früchte und alte Blätter.

Liriodendron Tulipifera und Quercus pedunculata zeigten an ihren einzelnen Aesten Winter, Frühjahr und Sommer. Bei Pyrus malus und communis, denen übrigens anscheinend das Klima nicht zusagte, waren alle vier Jahreszeiten auf demselben Stämmchen vereinigt. Ein Strauch von Rhus succedanea war an seiner Basis frühjahrlich, am Gipfel sommerlich; ein anderer, grösserer derselben Art prangte an einzelnen Aesten in den zartrothen Farben des Frühjahrs und in den dunkelrothen des Herbstes, während andere winterlich kahl waren. Amygdalus communis war im reinen Frühjahrskleid.

In weniger gleichmässigen tropischen Klimaten scheinen die periodischen Erscheinungen der aus temperirten Zonen stammenden Holzgewächse sich an die neuen Jahreszeiten anzupassen. Da fallen die winterlichen und frühjahrlichen Erscheinungen mit der Trockenzeit, die sommerlichen und herbstlichen mit der Regenzeit zusammen. So sagte mir Herr Nock, der Curator des bei c. 1800 m ü. M. gelegenen Versuchsgartens zu Hakgalla auf Ceylon, dass die europäischen Bäume den grössten Theil ihres Laubs noch während des nassen Südwestmonsuns verlieren, während der mässig feuchten Herbstmonate aber junge Blätter und Blüthen entwickeln. Genauere Beobachtungen über diese interessanten Erscheinungen liegen nicht vor.

3. Periodicität in der sexuellen Sphäre.

§ 1. **Allgemeines.** Blüthen und Laub weisen bei den meisten Pflanzen einen gewissen Antagonismus auf und pflegen sich entweder zeitlich oder räumlich getrennt zu entwickeln. Bei den krautigen Pflanzen ohne Knollen und Zwiebeln kommt es meist erst dann zu einer üppigen Entwickelung in der reproductiven Region, nachdem das

Laub ganz oder nahezu ganz ausgewachsen ist. Man könnte in diesem Falle allerdings die Erscheinung dahin deuten, dass dem Laube die Rolle zufällt, Nährstoffe für die Erzeugung von Blüthen und Früchten zu bilden. Bei den Rhizompflanzen und Holzgewächsen ist jedoch eine solche direkte Abhängigkeit nicht vorhanden und wir sehen in der That die Blüthenbildung der Laubbildung oft vorausgehen, indem sie auf Kosten vorjähriger Reservestoffe stattfindet. Letzteres geschieht wohl auch häufig da, wo Blüthen und Laub weit von einander entfernt sind, wie bei caulifloren Gewächsen.

In den Zonen mit kalten Wintern zerfällt die Entwickelung der Blüthe bei vielen Gewächsen, namentlich bei holzbildenden, in zwei durch eine Ruhezeit getrennte Abschnitte, einen der Anlage und einen des Wachsthums. In wiefern ähnliches auch in den Tropen vorkommt ist nicht ermittelt. Die folgenden Betrachtungen beziehen sich daher nur auf die späteren, für das blosse Auge leicht erkennbaren Entwickelungsstadien. Die Blüthen haben weit mehr Berücksichtigung gefunden als die Früchte, indem sie sowohl von früheren Beobachtern, als auch von mir, genauer ins Auge gefasst wurden. So stellt sich das hier gegebene von vornherein als ein blosses Fragment dar.

Die Holzpflanzen sollen in erster Linie betrachtet werden, indem etwaige äussere Einflüsse auf die Blüthenentwickelung sich bei ihnen deutlicher bemerkbar machen, als bei den meisten Kräutern, wo die unmittelbare Abhängigkeit der reproductiven Sphäre von der Ernährungsthätigkeit des Laubes solchen Beeinflussungen störend entgegentritt.

Die zeitliche Trennung des blühenden und des rein vegetativen Zustands wird dadurch erreicht, dass beide an ungleiche Jahreszeiten gebunden sind. Auch in den Tropen macht sich ein Einfluss der letzteren überall geltend, wo ein scharf ausgeprägter Klimawechsel vorhanden ist, doch ist dieser Einfluss im Allgemeinen schwächer, als in den Zonen mit kalten Wintern. Die Zahl der das ganze Jahr blühenden Arten ist grösser und die Zeit, während welcher blühende Exemplare einer Art angetroffen werden, ist im Allgemeinen länger in den Tropen als da, wo die Jahreszeiten sehr grosse Temperaturunterschiede aufweisen, und die im letzteren Falle beinahe nur als Anomalie auftretende Erscheinung des wiederholten Blühens in kurzen Intervallen, ist bei vielen tropischen Gewächsen eine normale und regelmässige Erscheinung. Solche Unterschiede stellen sich am auffallendsten dar, wenn die Holzgewächse der temperirten und tropischen Zonen miteinander verglichen werden.

§ 2. **Immerfeuchte Gebiete.** Die Blüthezeiten tropischer Gewächse sind, wie Belaubung und Entlaubung, von den Jahreszeiten um so weniger abhängig, je weniger letztere klimatisch von einander abweichen. Die das ganze Jahr

blühenden Arten sind in den Gebieten mit nahezu gleichmässigem Klima am häufigsten. Die in den tropischen Floren vielfach anzutreffende Bemerkung: „Blüht das ganze Jahr“ ist jedoch in der Regel keineswegs so zu verstehen, dass ein und derselbe Stock immer Blüthen trägt, sondern bedeutet lediglich, dass blühende Stöcke zu jederzeit angetroffen werden. Unter den Arten, die zur Kategorie der stets blühenden gehören, befinden sich manche, deren einzelne Stöcke nur einmal jährlich oder sogar nicht jedes Jahr Blüthen tragen. So verhalten sich namentlich viele Bäume feuchter Urwälder, die man nur selten blühend antrifft. Andererseits giebt es auch Arten, deren einzelne Stöcke eine sehr lange Blüthezeit besitzen, oder die letztere in kurzen Intervallen wiederholen, so dass die Zahl ihrer blühenden Exemplare zu jeder Jahreszeit diejenige der nichtblühenden überwiegt. Derartiges zeigt sich namentlich an offenen, sonnigen Standorten und in den Strandwäldern. Rhizophora- und Avicennia-Arten, besonders aber Hibiscus tiliaceus, haben auffallend lange Blüthezeiten und werden meistens blühend angetroffen. Ob es langlebige Gewächse giebt, deren einzelne Stöcke ununterbrochen Blüthen tragen, kann ich nicht angeben, da dazu mehrjährige Beobachtungen gehören würden, an welche noch Niemand gedacht hat. Jedoch halte ich es, namentlich für reichverzweigte Holzgewächse, nicht für ausgeschlossen; einige viel cultivirte und, wie mir schien, stets blühende Hibiscus-Arten, sowie Ricinus dürften sich zur bequemen Feststellung der Frage eignen. Doch würde, auch in diesem Falle, die Abwechselung der Ruhezeiten und Bewegungszeiten in der Blüthenbildung nicht fehlen. Wir haben bei den Erscheinungen der Laubbildung gesehen, in welch hohem Grade die einzelnen Aeste vieler tropischer Holzgewächse individualisirt sind. Das gleiche gilt vielfach von der Erzeugung von Blüthen. Häufig steht ein einzelner Ast in Blüthe, während die übrigen Aeste in rein vegetativer Thätigkeit verharren, zu anderen Zeiten aber Blüthen tragen. Sehr auffallend ist die Erscheinung z. B. beim Mangobaum und bei Eriodendron anfractuosum, dem „Silkcottontree“, wo eine mehr oder weniger grosse, dem Bereich eines grossen Astes entsprechende Stelle der Krone, allein Blüthen trägt, um zur andern Zeit von einer andern Stelle abgelöst zu werden. Fritz Müller erwähnt eines bei Blumenau wachsenden riesigen Feigenbaumes, dessen verschiedene Aeste zu verschiedenen Jahreszeiten Frucht tragen.[1]) In anderen Fällen ist die Erscheinung weniger in die Augen fallend, indem nicht das ganze Gezweige eines dicken Astes auf einmal, sondern kleinere Zweigsysteme höherer Ordnung oder sogar einzelne Zweige in Bezug auf die reproductiven Vorgänge abwechselnd Ruhe und Bewegung aufweisen.

---

[1]) l. c. S. 392.

Dass aber ein und derselbe Spross ununterbrochen blüht und fruchtet, kommt gar nicht vor.

Diejenigen Gewächse, deren Blüthezeit von der Jahreszeit unabhängig ist, entfalten ihre Blüthen begreiflicherweise meist zu ungleichen Zeiten, so dass man häufig einen in vollem Blüthenschmucke prangenden Baum neben einem anderen derselben Art, der nur reife Früchte trägt, sehen kann.

Doch zeigt sich bei wenigen Arten mit kurzer Blüthezeit die räthselhafte Erscheinung, dass innerhalb eines mehr oder weniger ausgedehnten, häufig viele Quadratkilometer umfassenden Gebietes, sämmtliche Stöcke einer Art am selben Tage aufblühen.

Der erste, der eine Tatsache dieser Art kennen lehrte, war, wie bei so vielen anderen Erscheinungen des tropischen Pflanzenlebens, Fritz Müller, der dieselbe an drei Arten der Iridaceen-Gattung Marica mit verschiedenen Blüthezeiten, nachwies. Später theilte mir M. Ridley in Singapore mit, dass eine dortige Orchidee sich ähnlich verhielte. Endlich machte mich, während meines Aufenthaltes in Buitenzorg, Herr Dr. Treub auf das Verhalten von Dendrobium crumenatum, einer in West- und Mitteljava überaus häufigen epiphytischen Orchidee aufmerksam. Am 13. Dezember 1889 sah ich alle Exemplare der Pflanze in Buitenzorg und Umgebung (West-Java) ihre sämmtlichen Blüthenknospen öffnen. Am 19. Januar 1890 wohnte ich in Samarang (Mittel-Java) der gleichen Erscheinung bei. Wie ich erfuhr, hatte das Dendrobium nahezu zur selben Zeit auch in Buitenzorg geblüht. Am 19. Februar sah ich das gleiche in Garut, auf dem Hochplateau des Preanger, am 4. März wiederum in Buitenzorg. Noch einige andere, weniger häufige Orchideen, scheinen ein ähnliches Verhalten zu zeigen.

Mit den eben geschilderten räthselhaften Erscheinungen dürfte vielleicht das Verhalten gewisser Bambuseen vergleichbar sein, welche nur in mehrjährigen Zeiträumen blühen, dann aber innerhalb eines grossen Bezirkes alle gleichzeitig. So blühen die Bambusen in den südbrasilianischen Provinzen St. Catharina und Rio Grande do Sul in Zwischenräumen von etwa 13 Jahren, an der Westküste von Vorderindien (Bambusa arundinacea) in solchen von 32 Jahren, z. B. 1804, 1836, 1868 [1]). Nach Ridley blühen zwei Arten von Hopea (H. intermedia und H. Mengarawan) und vier Arten von Shorea (S. leprosula, parvifolia, pauciflora und macroptera) mit grosser Regelmässigkeit jedes sechste Jahr. Diese Perioden sollen mit sehr trockenen Jahren zusammenfallen [2]).

[1]) Brandis bei Hackel l. c. S. 90.

[2]) Brandis II. S. 20.

In den meisten Fällen herrscht während des grössten Theils der reproductiven Periode eine Verlangsamung oder sogar eine Stockung in der vegetativen Region, welche sich auf das ganze Geäst erstreckt, wenn dasselbe auf einmal zur Blüthe übergeht, andernfalls, je nach dem Grade der Individualisirung, auf grössere oder kleinere Aeste beschränkt bleibt. Die Einwirkung auf die vegetative Region ist vielfach auf das Ausbleiben der Laubtriebbildung beschränkt; die vegetativen Knospen ruhen. In manchen Fällen geht jedoch der Antagonismus zwischen vegetativen und reproduktiven Functionen weiter. Der zum Blühen sich anschickende Baum oder Strauch wirft sein Laub ab, jedoch meist nur an den blühenden Aesten, während die rein vegetativ gebliebenen ihr Laub zu behalten pflegen.

Auf welchem Stadium der Entwickelung der Blüthen die Erscheinung eintritt, habe ich leider festzustellen unterlassen; auch die Litteratur bringt darüber nichts. Hier, wie bei der Entlaubung von Urostigma glabellum (S. 265) ist dieselbe vielleicht auf Ablenkung des Wasserstroms zu Gunsten der Blütenknospen zurückführen. Das neue Laub entsteht bald schon zu Anfang, bald auf späteren Stadien der Fruchtbildung.

Bereits Crüger hatte auf Trinidad beobachtet, dass Erythrina im unbelaubten Zustande blüht und dass blüthenlos verbliebene Zweige ihr Laub behalten. Ich habe häufig Gelegenheit gehabt, diese Angabe bestätigt zu sehen und das gleiche hin und wieder auch bei Schizolobium giganteum, auf Java, beobachtet. Aehnliche Erscheinungen fand ich im botanischen Garten von Tjibodas (Java), wo ich auf dieselben mehr achtete, z. B. bei Paraspondias parviflora, deren reich blühende Zweige den grössten Theil ihrer Blätter abwarfen, während die nur wenige Blüthen tragenden entsprechend mehr belaubt blieben, ferner bei einer Ardisia und bei Juanulloa aurantiaca, wo die blühenden Zweige ganz oder nahezu entlaubt waren, während eine Abnahme der Belaubung sich an den rein vegetativ gebliebenen Zweigen nicht zeigte.

Bei manchen auch sonst laubabwerfenden Bäumen fand ich, dass die blühenden Zweige später belaubt werden als die rein vegetativen. So sah ich (21. November 1889) im botanischen Garten zu Buitenzorg zwei Bäume von Firmiana colorata mit jungem Laube und Blüthen. Letztere waren bei dem einen Baume reichlich, beim anderen spärlich vorhanden, bei beiden aber auf einzelne Zweigsysteme beschränkt. An den blühenden Aesten waren die Laubblätter noch sehr klein und blass, an den sterilen bereits gross und lebhaft grün. Nach der Blüthezeit (13. XII.) war derjenige Baum, der reich geblüht, von dem anderen leicht an seiner weniger entwickelten Belaubung erkennbar. Bei Meliosma lanceolata, im selben Garten, sah ich am 21. November junges Laub nur an sterilen Aesten, während die mit Fruchtständen

oder jugendlichen Blüthenständen versehenen Zweige noch keine Spur von Belaubung zeigten.

Manche Bäume sind in der Jugend, so lange sie noch nicht Blüthen erzeugen, immergrün, während sie später, vor der jemaligen Blüthezeit, ihr Laub abwerfen. So verhält sich z. B. Schizolobium giganteum, wenigstens auf Java.

Man ersieht aus dem Vorhergehenden, dass wie Laubbildung und Laubfall, auch die Blüthenentwickelung an einen periodisch wiederkehrenden inneren Zustand gebunden ist. Ebensowenig wie Sprosse, mit ununterbrochener Laubbildung gibt es solche mit ununterbrochener Blüthenbildung. Auch auf dem reproductiven Gebiet ist eine durch innere Ursachen bedingte rhythmische Abwechselung von Ruhe und Bewegung vorhanden.

§ 3. **Periodisch trockene Gebiete.** Wie die Rhythmik der Laubbildung zeigt auch diejenige der Blüthenbildung einen Zusammenhang mit den Jahreszeiten, sobald letztere scharfe Unterschiede aufweisen. Auch für die reproductive Sphäre ist diese Abhängigkeit eine secundäre Erscheinung, eine Anpassung physiologisch nothwendiger Vorgänge an äussere Factoren. In den Tropen zeigt sich ein Einfluss der wechselnden Temperatur nur in den Grenzgebieten, so dass derselbe hier vernachlässigt werden kann. In dem grössten Theile der heissen Zonen drückt sich der Unterschied der Jahreszeiten, soweit er für das Pflanzenleben in Betracht kommt, nur in den Hydrometeoren aus, namentlich in Regenmenge und Luftfeuchtigkeit.

Ueberall in den Tropen fällt der Reichthum blühender Holz- und Knollenpflanzen, also solcher Gewächse, deren Blüthenbildung nicht in direkter Abhängigkeit vom Laube steht, während der Trockenzeiten oder unmittelbar nach denselben auf. Manchmal finden wir es in den Berichten von Reisenden als eine merkwürdige Erscheinung berichtet, dass viele Bäume gerade in der Trockenzeit blühen. So erwähnt es Belt für Nicaragua, Crüger für Trinidad, Schweinfurth für Nubien und Kurz sagt von den laubabwerfenden Wäldern in Pegu, dass die meisten ihrer Bäume während der trockenheissen Zeit blühen, dass gleichzeitig eine Menge von Rhizom- und Knollenpflanzen (Scitamineen, Amaryllideen, Orchideen, Ochna suffruticosa, etc.) sich mit Blüthen bedecken, dass die entlaubten, verdorrten Zweige der Bäume blühende Orchideen in Fülle tragen.

Aus eigener Anschauung lernte ich den Blüthenreichthum tropischer Trockenzeiten in den Savannenwäldern Venezuela's kennen. Die meisten Bäume waren während meines Aufenthalts (März 1883) entlaubt; keine Spur von vegetativer Thätigkeit trat an ihnen zum Vor-

schein, und doch waren viele derselben, namentlich Cassia-Arten und andere Leguminosen, über und über von Blüthen besäet. Auch epiphytische Bromeliaceen und Orchideen blühten reichlich. Dagegen war die Bodenvegetation beinahe blüthenlos; dieselbe war allerdings vornehmlich von Gräsern und anderen Kräutern gebildet, deren Nährstoffe sich vornehmlich im Laube ansammeln und daher noch während der Vegetationszeit, d. h. der Regenzeit, zur Blüthenbildung Verwendung finden müssen. Jetzt war das Laub strohartig trocken.

Ein oft noch reicherer Blüthenflor, namentlich von Stauden, begleitet die ersten Regen nach der Trockenzeit. Dagegen nimmt derselbe mit dem Fortschreiten der Regenzeit immer mehr ab, namentlich für Holzgewächse und Knollenpflanzen, und sinkt am Ende derselben auf ein Minimum zurück, während das Wachsthum der Laubtriebe noch lange fortdauert, das secundäre Dickenwachsthum die grösste Intensität aufweist, die Assimilation und andere Vorgänge der Ernährung im Maximum sind.

Die Früchte vieler Holzgewächse, die in der Trockenzeit geblüht haben, gelangen in der darauf folgenden Regenzeit zur Reife; andere brauchen eine längere Zeit. Doch scheint die Reifezeit der meisten Früchte, so weit sie überhaupt an eine bestimmte Jahreszeit gebunden ist, vorwiegend die Regenzeit zu sein. Dementsprechend giebt es in der Trockenzeit nur wenig Obst.

Die fördernde Wirkung der Trockenzeit auf das Blühen ist keineswegs eine überraschende Erscheinung. Im Gegentheil, das Ueberraschende ist eher, dass gewisse Pflanzenarten, die allerdings, namentlich wenn nur die Holzgewächse in Betracht gezogen werden, sehr in der Minderzahl sind, gerade auf der Höhe und gegen Ende der Regenzeit blühen. Es ist in einem früheren Kapitel gezeigt worden, dass Wasserarmuth des Bodens und der Atmosphäre Anlage und Wachsthum der Blüthen begünstigen. Das Blühen in der Trockenzeit oder gleich nachher ist eine physiologisch begreifliche Erscheinung. Warum dasselbe in anderen, allerdings seltenen Fällen, umgekehrt durch die grosse Nässe der Regenzeit herbeigeführt wird, ist bei den Holzgewächsen vielleicht auf besondere Anpassungen, z. B. an bestimmte Bestäuber und dgl., zurückzuführen. Dass aber viele Kräuter ohne persistirende Reservestoffbehälter während der Regen blühen, ist eine nothwendige Folge der unmittelbaren Abhängigkeit der Blüthen vom Laube.

§ 4. **Specielle Belege.** Um zu sicheren und zahlenmässigen Ergebnissen über den Einfluss der tropischen Jahreszeiten auf die Blüthenbildung zu gelangen, habe ich in einigen Florenwerken die diesbezüglichen Angaben für die einzelnen Arten zusammengestellt. Es konnten nur solche Werke, welchen mehrjährige Erfahrungen an Ort und Stelle zu Grunde liegen, in Betracht kommen; in anderen wird man ganz gewöhnlich als Blüthezeit den Monat angegeben finden, in welchem das betreffende

Exemplar zufällig gesammelt wurde. Allerdings ist die gelegentliche Verwendung solcher Sammlerangaben in einem Theile der von mir benutzten Werke nicht ausgeschlossen; doch kann den Angaben Brandis' in dessen Forest Flora of N. W. u. C. India unbedingtes Vertrauen geschenkt werden und Koorders und Valeton, die Herausgeber einer in Lieferungen erscheinenden Baumflora Java's, haben dieser Frage kritische Sorgfalt gewidmet. Ausser diesen Werken wurden die drei erschienenen Bände von Trimen's Flora of Ceylon und Schomburgk's Verzeichniss der Flora von Guiana benutzt. Aus allen diesen Werken gab sich der fördernde Einfluss der Trockenzeiten auf die Blüthenentwickelung in deutlichster Weise zu erkennen. Die Blüthezeit der Mehrzahl der Arten, namentlich aus schon erwähnten Gründen diejenige der Holzgewächse, fällt mit dem Ende der Trockenzeit und dem ersten Anfang der Regenzeit zusammen.

Koorders' und Valeton's Werk verspricht, nach seiner Vollendung, die wichtigste Quelle für die Erforschung des Zusammenhangs zwischen Blüthezeit und Jahreszeit darzustellen, einerseits wegen der Sorgfalt, mit welcher die Aufzeichnungen gesammelt werden, andererseits weil auf Java die Temperaturunterschiede gar nicht in Betracht kommen. Soweit also das Klima auf Java die Blüthezeit mitbestimmt, kann es sich nur um die Unterschiede der Hydrometeore handeln.

Von 228 Arten, deren Blüthezeit angegeben ist, ist letztere bei 53 auf das ganze Jahr gleichmässig vertheilt, bei 12 fängt sie in der nassen Jahreszeit (Dec.—März) an und setzt sich in die trockene fort; bei 65 Arten oder ca. 29 % haben also die Hydrometeore einen deutlichen Einfluss auf die Blüthezeit nicht. Bei 142 Arten, d. h. nahezu 63 %, ist die Blüthezeit auf die Trockenzeit (April—November) entweder ganz oder doch vornehmlich beschränkt. Nur etwa 18 Arten oder nicht ganz 8 % blühen nur während der Regenzeit.

Die beigegebene Tabelle giebt diese Verhältnisse in übersichtlicher Darstellung.

Tabelle I.

Klima und Blüthezeiten auf Java.

Mitteltemp.	Dec.	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.
Batavia (Jahr 25,8)	25.6	25.3	25.4	25.8	26.3	26.4	26.0	25.7	26.0	26.3	26.4	26.1
Regenmenge in % West-Java	11	19	12	13	8	5	6	4	3	5	6	9
Ost-Java	16	22	18	12	8	5	7	3	1.4	0.5	2	4
Blüthezeiten in %	Regen: 61 ½ %						Regen: 38 ½ %					
Arten	8 %				63 %							
	29 %											

Das im Brandis'schen Werke behandelte Gebiet ist insofern weniger instructiv, als, namentlich im nordwestlichen Theile, die Temperaturunterschiede der Jahreszeiten nicht unbeträchtlich sind. Doch sind sie während der trocken-heissen Zeit und während der Regenzeit immerhin noch nicht sehr gross, während der Unterschied in den Blüthezeiten sehr zu Gunsten der ersteren fällt. Die geringe Menge von Blüthen während des Winters dürfte auf die niedere Temperatur zurückzuführen sein. Die Rubrik „Blüthezeiten" giebt die Zahl der Arten an, die in dem betreffenden Monate blühend angetroffen werden. Es ist also ein und dieselbe Art in mehreren Monaten aufgeführt, wenn ihre Blüthezeit sich auf mehrere Monate erstreckt.

Tabelle II.

Temperatur, Regen und Blüthezeit in NW.- und Central-Indien.

NW.	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.
Peschawar (Pendjab) (mm Regen)	42	40	40	50	18	5	44	65	17	7	25	19
Lahore (id)	14	34	26	18	20	41	177	124	55	17	4	15
Delhi (id)	22	16	21	11	19	72	213	183	112	18	2	11
Agra (Temp.)	15.6		24.7	31.1	34.3		30.6		29.1	26.4	20.9	
C. Nagpur (Regen)	17	12	16	13	22	218	322	229	190	54	8	10
Indore (id)	8	9	0	2	8	154	289	255	218	17	1	4
Jubbulpoor (Regen)	16	13	12	6	10	198	450	357	217	36	7	5
Jubbulpoor (Temp.)	16.6		24.3	29.3	32.6		26.0		25.4	23.4	18.7	
Regenmittel der 6 Orte	20	21	19	18	16	115	249	202	135	25	8	11
Blüthezeiten	64	113	231	293	269	189	111	78	49	43	49	54
% Regen	2.4	2.5	2.3	2.2	1.9	13.7	**29.7**	24.1	16.0	3.0	**1.0**	1.3
% Blüthenzeiten	4.1	7.3	14.9	**18.9**	17.4	12.2	7.2	5.0	3.1	**2.1**	3.1	3.4

Aus Trimen's Flora of Ceylon habe ich nur die Arten des Tieflands entnommen, weil für dieses allein mir zuverlässige meteorologische Daten vorliegen. Die Insel gliedert sich in einen kleineren westlichen und südwestlichen sehr regenreichen, und einen grösseren östlichen und nördlichen weniger regenreichen Theil. Nähere Daten über das Klima giebt die beiliegende Tabelle.

Tabelle III.

Klima von Ceylon: Tiefland.

Meteorol. Zeitschr. 1886. S. 272 u. f.

	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.
I. Feuchtes Gebiet												
A. Westen. Colombo.												
Temperatur	26.1	26.7	27.8	28.3	28.1	27.3	27.0	26.9	27.1	26.8	26.5	26.2
Rel. Feucht.	78	77	77	80	81	83	82	83	81	82	82	80
Bewölkung	4.9	4.1	4.0	5.5	6.8	7.4	6.8	7.0	6.8	6.8	6.3	5.6
Regenfall mm (Jahr 2219)	81	47	142	233	328	191	137	120	121	316	334	169
B. Süden. Galle.												
Temperatur.	25.3	26.1	27.1	27.6	27.4	26.7	26.3	26.4	26.4	26.2	25.9	25.5
Rel. Feucht.	89	87	86	86	88	91	90	91	91	91	91	90
Bewölkung	5.6	4.9	5.0	6.0	6.7	7.0	6.5	6.6	6.5	6.7	7.0	5.6
Regenfall (Jahr 2273)	109	89	124	232	284	200	137	142	191	313	291	161
II. Trockenes Gebiet.												
A. Osten. Batticaloa.												
Temperatur	24.9	25.7	26.8	28.1	28.6	28.4	28.3	27.9	27.7	27.0	25.7	24.8
Rel. Feucht.	88	85	85	84	82	79	79	82	83	87	89	92
Bewölkung	6.9	5.9	5.4	5.6	5.9	6.8	6.8	6.8	6.5	6.7	7.2	6.8
Regenfall (Jahr 1332)	206	91	85	42	41	32	17	72	52	146	331	217
B. Norden. Jaffna.												
Temperatur	25.3	26.2	28.1	29.5	29.3	28.7	28.1	27.9	27.8	27.4	26.1	25.2
Rel. Feucht.	81	77	79	82	85	86	85	86	87	86	88	87
Regenfall (Jahr 1215)	51	34	34	58	53	11	14	31	65	227	375	262

Ceylon.

Vertheilung der Regenmenge nach Procenten.

	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.
Ost-Ceylon	12	5	4	2.7	3	2.7	2.5	6	6	11	22	23
West-Ceylon	4	3	6	10	14	9	6	6	7	14	14	7

Mitteltemperaturen in Celsius-Graden.

	Jan.	März	April	Mai	Juli	Sept.	Oct.	Nov.
Jaffna (trocken)	25.6	28.6	29.9	29.7	28.4	28.2	27.8	26.6
Galle (feucht)	25.7	27.3	27.8	27.7	26.6	26.7	26.6	26.2

Wie man sieht, darf hier, wie auf Java, der Einfluss der Temperatur vernachlässigt werden.

Es ist mir nicht unwahrscheinlich, dass in Trimen's Flora die „Blüthezeiten" vielfach nur „Sammelzeiten" bedeuten. Nichts destoweniger weisen sie, namentlich bei den Holzgewächsen, den fördernden Einfluss der Trockenzeit in schärfster Weise auf, und zwar entsprechen den beiden Trockenzeiten zwei Maxima der Blüthezeiten, ein grosses im Frühjahr, ein kleineres im Spätsommer.

Die Blüthezeiten, soweit sie nicht das ganze Jahr dauern, vertheilen sich auf Ceylon in folgender Weise auf die Monate:

1. Feuchtes Gebiet. Holzgewächse.

Januar 81 — Februar 126 — März 183 — April 159 — Mai 88 — Juni 67 — Juli 74 — August 66 — September 104 — Oktober 36 — November 38 — December 62.

2. Trockenes Gebiet. Holzgewächse.

Januar 57 — Februar 92 — März 97 — April 77 — Mai 49 — Juni 48 — Juli 83 — August 79 — September 61 — Oktober 20 — November 25 — December 39.

3. Feuchtes Gebiet. Kräuter.

Januar 86 — Februar 109 — März 83 — April 50 — Mai 40 — Juni 41 — Juli 52 — August 60 — September 67 — Oktober 49 — November 51 — December 80.

4. Trockenes Gebiet. Kräuter.

Januar 117 — Februar 147 — März 105 — April 45 — Mai 34 — Juni 35 — Juli 59 — August 73 — September 57 — Oktober 37 — November 48 — December 89.

Die drei bisher erschienenen Bände der Flora von Ceylon umfassen die Dicotylen mit Ausnahme der Euphorbiaceae, Urticaceae und Cupuliferae. Es sind 25 Holzpflanzen und 72 Kräuter als das ganze Jahr blühend aufgeführt, doch sind diese Zahlen gewiss zu klein. Es ist nämlich in den Tropen keine seltene Erscheinung, dass, während die grosse Mehrzahl der Stöcke einer Pflanze blüthenlos dastehen, eine kleine Anzahl in Blüthe sind. So genau werden die Jahreszeiten nicht eingehalten. In den sorgfältigen Aufzeichnungen Koorder's finden wir denn eine relativ bedeutend grössere Zahl Arten, die das ganze Jahr blühen, aber vielfach mit der Angabe, dass dieselben vorwiegend in einer bestimmten Jahreszeit — meist dem Ostmonsun — in Blüthe sind. Von 107 Baumarten Java's der beiden ersten Lieferungen, deren Blüthe-

zeit als ganz sicher bekannt angenommen werden kann, finde ich 22 als das ganze Jahr blühend aufgeführt. Nach Schomburgk würden in Britisch Guiana 172 Dicotylen und 36 Monocotylen das ganze Jahr blühen.

In Schomburgk's Catalog der Flora von Guiana wurden nur die Dicotylen des Waldgebiets berücksichtigt, weil die Monocotylen beinahe nur Kräuter aufweisen. Die Beziehungen zwischen Klima (Georgetown) und Blüthezeiten zeigen folgende Tabelle:

Tabelle IV.

Klima und Blüthezeiten in British-Guiana.

	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.
Temperatur	25.8	25.8	26.1	26.4	26.3	26.1	26.1	26.5	27.2	27.3	26.9	26.1
Regenmenge	174	148	185	186	**357**	353	274	189	66	**63**	142	273
Blüthezeiten	164	**174**	73	191	108	115	79	170	**184**	168	81	**58**

Die wasserreichsten Monate Mai, Juni, Juli und December sind blüthenarm im Vergleich zu den mässig feuchten Monaten Januar, Februar und April und den trockenen Monaten September und October. Die Blütenarmuth des März ist aus dem Klima nicht zu erklären.

4. Die Caesalpiniaceen im Garten zu Buitenzorg.

Als Beispiel der verwirrenden Erscheinungen, wie sie die Periodicität in den Tropen aufweist, seien aus meinen Reisenotizen folgende, die Abtheilung der Caesalpiniaceen im Botanischen Garten zu Buitenzorg (Java) betreffende Stellen mitgeteilt:

11. November 1889. Obwohl die Familie zu denjenigen gehört, die periodisch laubabwerfende Bäume in grosser Zahl besitzt, so sind doch beinahe sämmtliche Bäume mehr oder weniger belaubt. Die Section stellt sich in der Ferne als eine Laubmasse in verschiedenen Schattirungen von grün dar. Bei näherer Betrachtung lernt man jedoch ein Bild kennen, wie es in keinem europäischen Garten ein Analogon bieten könnte, — eine eigenartige Vermischung aller Jahreszeiten.

Inmitten der von der Mehrzahl der Bäume gebildeten Laubmasse erheben sich andere im unbelaubten Zustande. Zu diesen gehört eines von zwei Exemplaren des aus Brasilien stammenden Schizolobium excelsum, welches allerdings einen beblätterten sterilen ganz jungen Zweig trägt, während die anderen Zweige Blüthenstände besitzen und laublos sind. Der andere Baum ist ganz belaubt und trägt einige alte Früchte. In der Heimath ist der Baum während des Winters (Süd-Brasilien) kahl und blüht am Ende desselben.

Wenige Bäume befinden sich in einem Zustande, den man mit demjenigen unserer Bäume vergleichen könnte. Zu ihnen gehören Phanera maculata und Ph. Richardiana, die mit ihrem ganz jungen Laube, ihren grossen, rosenrothen Blüthen ein Bild des Frühjahrs darstellen. In ihrer Nähe erheben sich mehrere mächtige Bäume, Hymenaea Courbaril und H. verrucosa, deren Aussehen als herbstlich bezeichnet werden kann; der Boden unter ihnen ist dicht mit trockenen Blättern bedeckt, ihr Laub ist zum grössten Teile vergilbt oder kupferfarbig; an der ganzen Oberfläche der Krone zeigen sich, an langen Stielen, die rundlichen reifen Früchte. An vielen Stellen schimmert jedoch schon, durch das vergilbte Laub, das frische Grün junger Triebe. Aehnlich verhält sich Poliostigma acidum. Maniltea gemmipara ist in dem grösseren Theile ihrer Krone dunkelgrün, hat aber einzelne, weisse, schlaffherabhängende junge Triebe. Ihr vergleichbar sind Jonesia declinata, Cynometra sp. Amherstia nobilis zeigt alle möglichen Zustände von der Ruheknospe bis zum schlaff herabhängenden, noch rothen jungen Triebe und demjenigen, der sich versteift und grün wird; auch Blüthenstände sind in allen Stadien vorhanden, dagegen fehlen Früchte, die hier überhaupt nicht gebildet werden. Die Laubkrone von Jonesia minor ist derjenigen von Amherstia ähnlich; am Stamme sieht man Inflorescenzen, von den ersten Anfängen bis zu den fertigen, orangegelben Dolden und Früchte von dem Augenblicke, wo sie aus der Corallenröhre eben hervorragen, bis zu der überreifen, aufgesprungenen Hülse.

Auswahl der Literatur.

Belt, Th. The naturalist in Nicaragua. 2^d^ edition. London 1888.

Brandis, Sir D. I. The forest flora of North-West and Central India. London 1874.

— II. Bambusen in Hackel, Gramineae. Die natürlichen Pflanzenfamilien, II. Theil, 2te Abtheil. 1887.

— III. Die Familie der Dipterocarpaceen und ihre geographische Verbreitung. Sitzb. d. niederrhein. Gesellschaft. 1896.

Crüger, H. Westindische Fragmente. I. Ueber Periodicität in der Pflanze. Botanische Zeitung 1854. ps. 8.

Ernst, A. Botanische Miscellaneen. Botan. Zeitung 1876. S. 38.

Haberlandt, G. Eine botanische Tropenreise. Leipzig 1893.

Johow, Fr. I. Zur Biologie der floralen und extrafloralen Schauapparate. Jahrb. des Königl. botan. Gartens zu Berlin. Bd. III. 1884.

— II. Vegetationsbilder aus Westindien und Venezuela. III. Ein Ausflug nach der Höhle del Guacharo. Kosmos. Bd. II. 1885.

Koorders, S. H. en Valeton, Th. Bijdrage tot de kennis der boomsoorten van Java. No. 1 1894. No. 2 1895. No. 3 u. 4 1896 (Mededeeligen uit 's Lands Plantentuin). Batavia.

Müller, Fr. Bemerkungen zu Hildebrand's Abhandlung über die Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen. Engler's Botan. Jahrbücher. Bd. II. S. 391. 1882.

Schomburgk, R. Versuch einer Fauna und Flora von Britisch-Guiana. Leipzig 1848.

Schweinfurth. Zeitschr. für Erdkunde. 1865.

Trimen, H. A Handbook to the flora of Ceylon. London. Erschienen sind Bd. I bis IV.

Warming, E. Lagoa Santa. Et Bidrag til den biologiske Plantegeografi. Kjobenhavn 1892.

III. Gehölzklima und Grasflurklima in den Tropen.

1. Tropische klimatische Formationsgruppen. 2. Klimatische Bedingungen tropischer Hochwälder. Klima des malayischen Archipel nach Woeikof. Regenverhältnisse anderer tropischen Hochwaldgebiete. Regenwald und Monsunwald in Vorderindien. Luftfeuchtigkeit und Temperatur. Klimatische Tabellen aus tropischen Hochwaldgebieten. **3. Dornwaldklima in Vorderindien. 4. Gehölzklima und Savannenklima in Brasilien.** Küstengebirge und Campos von S. Paulo. Campos und Wälder in Minas geraes. Xerophiles Gehölzklima des Sertão. **5. Klima des nördlichen Süd-Amerika und der Antillen. 6. Klima des tropischen Afrika.** Westküste. Centralafrikanische Hochlandsavannen. — Rückblick.

1. Tropische klimatische Formationsgruppen.

Die Gehölze der Tropen können, so weit ihr Charakter auf das Klima und nicht auf bestimmte Bodeneinflüsse zurückzuführen ist, in drei Gruppen eingetheilt werden: Regenwälder, Monsunwälder, Savannenwälder und Dornwälder. Geschlossene Gesträuchformationen sind bei günstigen physikalischen und chemischen Eigenschaften des Bodens selten; wo das Klima für den Wald zu trocken ist, wird derselbe durch offene, halbwüsten- und wüstenartige Formationen ersetzt, in dem xerophile Sträucher die Hauptrolle spielen, aber auch Bäume nicht immer fehlen.

Der Regenwald ist immergrün, von hygrophilem Charakter, wenigstens 30 m hoch, aber meist bedeutend höher, reich an dickstämmigen Lianen und an holzigen, sowie krautigen Epiphyten.

Der Monsunwald ist während der Trockenzeiten, namentlich gegen Ende derselben, mehr oder weniger unbelaubt, von tropophilem Charakter, meist weniger hoch als der Regenwald, reich an Holzlianen, reich an krautigen, aber arm an holzigen Epiphyten.

Der Savannenwald ist während der Trockenzeiten mehr oder weniger unbelaubt, selten immergrün, von xerophilem Charakter, meist unter 20 m hoch, oft viel niedriger, parkartig, sehr arm an Unterholz, Lianen und Epiphyten, reich an Bodenkräutern, namentlich an Gräsern.

Der Dornwald verhält sich in Bezug auf Belaubung und Gesammthöhe wie der Savannenwald, er ist noch mehr xerophil als der letztere, sehr reich an Unterholz und dünnstämmigen Lianen, arm an Bodenkräutern, namentlich an Gräsern und meist ohne Epiphyten. Dornige Gewächse sind in ihm stets reichlich vorhanden.

Die verschiedenen Waldtypen sind durch Uebergänge miteinander verbunden, ausserdem zeigen sich solche namentlich zwischen Savannenwäldern und Savannen, sowie zwischen Dornwäldern und offenen Gebüschformationen, welche als Zwischenformen die Gehölz- und Wüstenformationen verbinden.

Die Grasflur ist in den Tropen, da wo sie vom Menschen nicht erheblich modificirt ist, vornehmlich als Savanne, weniger als Steppe ausgebildet. Das Vorkommen von Wiesen, d. h. von hygrophilen oder mesophilen Grasfluren in den Tropen ist selten und stets durch ganz lokale Standortsfactoren bedingt.

Die Vegetation der tropischen Wüsten besteht aus Niederholz (d. h. aus Zwergbäumen und Sträuchern, oder nur aus letzteren), aus Succulenten und Stauden. Die meisten tropischen Wüsten befinden sich in der Nähe der Wendekreise und hängen mit den weit ausgedehnteren, warmtemperirten Wüsten zusammen. Nur wenige Wüsten und zwar bloss solche von geringer Ausdehnung sind ganz in den Tropen eingeschlossen, so in Süd-Indien. Ueber das Klima dieser letzteren Wüste liegen mir keine Daten vor, die anderen sind in einem späteren Abschnitt mit den temperirten zusammen behandelt.

2. Klimatische Bedingungen des tropischen Hochwaldes.

Sir Dietrich Brandis, früher General-Forstinspektor der Wälder Englisch-Indiens und Begründer einer rationellen Forstwirthschaft in diesem ungeheuren Gebiete, spricht sich dahin aus, dass wirklich gut gedeihende Wälder nur da auftreten, wo der Regenfall 40 Zoll (ca. 1 m) beträgt und eine üppige, reiche Vegetation auf diejenigen Gürtel beschränkt ist, wo die Regenmenge eine weit grössere ist.

Die vorliegenden meteorologischen Tabellen für tropische Gebiete weisen für die von Hochwald (Regenwald und hohen Monsunwald) bedeckten oder bedeckt gewesenen Gegenden eine jährliche Regenmenge von mindestens 180 cm auf, ausser in der Nähe grosser Wasserflächen, wo die



Fig. 124. Tropischer Regenwald: Urwald bei Pedro da Onza, Brasilien. Etwas schematisch. Nach Martius.

Bodenfeuchtigkeit den Regen ersetzt. Innerhalb des ausgedehntesten Waldgebietes der Tropen, des indomalayischen, mit Einschluss Neu-Guineas, ist eine jährliche Regenmenge von über 2 m die Regel; da wo viel weniger als 2 m Regen fallen, besteht die ursprüngliche Vegetation, soweit bekannt, aus weniger hochstämmigen Gehölzen, so an manchen Punkten Ostjavas, oder aus Savannen, wie auf Timor (Koepang auf Timor 145 cm). Andererseits fallen an vielen Punkten mehr als 300 cm, an mehreren mehr als 400, in Buitenzorg sogar 499 cm.

Woeikof hat[1]) auf Grund der vorzüglichen Aufzeichnungen der zahlreichen meteorologischen Stationen Holländisch-Indiens, die Regenverhältnisse einer grossen Zahl der dortigen Ortschaften zusammengestellt. Für Java werden für 62 Stationen die jährlichen Regenmengen aufgeführt; nur für 12 derselben betragen sie weniger als 200, für 5 weniger als 150, für keine weniger als 100 cm (Minimum 113 cm, Probolingo). Mehrere der erwähnten Ortschaften sind mir aus eigener Anschauung bekannt, so z. B. Probolingo, die regenärmste derselben, die sich im Osten Javas befindet, entfernt von jeder Waldung; in der Wildniss fand ich, abgesehen von der Mangrove nur dorniges Niederholz von xerophilem Charakter. Ganz ähnlich wie bei Probolingo ist die Vegetation in der Nähe des ebenfalls regenarmen Pasoeroean. Wie die ursprüngliche Vegetation in diesen von Zuckerrohrfeldern bedeckten Gegenden war, lässt sich zur Zeit nicht mehr erkennen. Bäume in Cultur sind an beiden Orten häufig. Die Umgebung von Buitenzorg (499 cm Regen), Malang (450 cm), Tjilatjap (463 cm) ist ebenfalls des Waldwuchses entblösst; die dort angepflanzten Bäume zeigen aber grösste Ueppigkeit. In der Nähe von Depok (334 cm) ist etwas Wald, nicht gerade von grosser Ueppigkeit, erhalten. Borneo und Sumatra sind bekanntlich ganz bewaldet. Von 22 Stationen auf Sumatra weist nur eine, Kotta Badja, weniger als 200 cm (175 cm) auf. Hingegen besitzen vier Stationen mehr als 400 cm. Die sieben für Borneo aufgeführten weisen alle mehr als 200, zum Theil mehr als 300 cm auf. Celebes, mit Ausnahme der Südküste (Kema 163 cm), die Molukken mit Ausnahme von Timor (145 cm) und Soembawa (109 cm) sind ebenso regenreich, wie die grossen Inseln. Von Timor sagt Forbes, dass der Pflanzenwuchs „sehr verschieden von dem war, was ich bis jetzt auf den reich bewachsenen westlichen Inseln und den feuchten Molukken gesehen hatte. Ich kann kaum behaupten, dass es wirklichen Wald gab, denn die Baumkronen berührten sich selten und der Boden war hinreichend mit dünnem Gras bewachsen, um ein parkartiges Ansehen zu zeigen.“ Die Schilderung entspricht dem Bilde eines typischen Savannenwaldes.

Neu-Guinea scheint, nach den allerdings spärlichen bisherigen Aufzeichnungen, in Bezug auf Regenreichthum den malayischen Inseln nicht nachzustehen. So wurden für Hatzfeldhafen 248, für Constantinhafen 296, für Finschhafen 288 cm angegeben.[2])

Aehnliche Regenmengen wird wohl auch die Halbinsel Malakka besitzen.

[1]) Zeitschr. d. Ges. f. Meteor. 1885.

[2]) Met. Zeitschr. 1891. S. 277.

Singapore, auf einer kleinen, durch einen schmalen Meeresarm von der Halbinsel getrennten Insel, besitzt 240 cm jährliche Regenmenge. Die Insel ist entwaldet, mit Ausnahme einer Anhöhe, auf welcher die Regenmenge eine noch grössere sein dürfte. Ueberall zeigen die auf der Insel angepflanzten Bäume sehr üppigen Wuchs. Kwala Lumpur, im Staat Selangor, auf der Halbinsel selbst, hat jährlich 243 cm.

Die Niederschläge im malayischen Waldgebiet sind nirgends gleichmässig auf das Jahr vertheilt, sondern man unterscheidet eine feuchte Jahreszeit (im Sommer) und eine trockene (im Winter), oder auch zwei Regenzeiten. Der Unterschied in den Jahreszeiten ist bald grösser, bald kleiner, doch niemals so stark ausgeprägt, wie in Vorderindien.

Tabelle I.

Vertheilung der Regenmenge in Procenten der Jahresmenge im malayischen Archipel.

(Nach Woeikof.)

	Dez.	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.
W.-Java (Gedehgruppe)	8	11	9	10	10	7	6	6	5	8	8	11
NO.-Java	16	22	18	12	8	5	7	3	1.4	0.5	2.4	4
Sumatra (Paday)	12	10	9	11	8	8	5	4	7	7	9	9
W.-Borneo	10	9	8	9	8	8	7	5	7	6	12	11
SW.-Celebes	23	25	16	12	5	3	4	2.2	0.8	0.7	0.26	5

Die anderen tropischen Gebiete mit Hochwald weisen ähnliche Regenmengen auf, wie das malayische Gebiet. So in Asien: Rangun 250 cm, Colombo 222, Kandy 212, Ratnapura (Ceylon) 384, Mahablesmar im Ghâtgebirge 723 (nach Woeikof 657), Mangalore 338, Saigon 211, Kelung auf Formosa 305. — In Afrika: Kamerun 388 cm, Gabun 226, Sierra Leone 319. — In Amerika: NO. Jamaica 281 cm, Haiti (Sanchez) 206, Colon 289, Georgetown (British-Guiana) 214, Paramaribo 228, Bahia 229, Santos 250. — Australien: Kap York (N.-Austr.) 220, Papete (Tahiti) 218, Samoa (Utumapu) 212. An einzelnen Punkten der tropischen Hochwaldgebiete sehen wir die Regenmenge bis gegen 150 cm, jedoch nicht tiefer fallen. Nur am Amazonas bilden anscheinend Regenmengen von 200 und mehr die Ausnahme; der dortige Wald verdankt dort seine grosse Ueppigkeit dem Grundwasser und bildet daher nicht eine zusammenhängende grosse Area, sondern ist auf die Uferlandschaften beschränkt.

Die Vertheilung der Niederschläge auf die Monate sei noch für einige nicht malayische Stationen tropischer Hochwaldgebiete in mm erwähnt.

Tabelle II.

	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dez.
Kandy (Ceylon)	144	44	79	148	210	357	357	240	228	268	241	204
Kamerun	54	97	214	292	164	407	1050	473	473	406	175	73
Colon	42	28	40	54	296	444	398	259	215	354	561	196

In den tropischen Gebieten mit Niederschlägen zu allen Jahreszeiten ist der Wald immergrün, als Regenwald entwickelt. In Gebieten mit ausgeprägter trockener Jahreszeit zeigt er sich während derselben weniger reich belaubt, wie z. B. in Ostjava, oder sogar unbelaubt, als typischer Monsunwald, wie im grössten Theile Vorderindiens. Die mir vorliegenden meteorologischen Angaben gestatten eine genauere Darstellung der Bedingungen, welche in Vorderindien den Laubfall veranlassen, nicht. Ausser der Vertheilung der Regen kommen jedenfalls noch andere Factoren in Betracht, wie Regenmenge, Temperatur und Luftfeuchtigkeit.

Tabelle III.

Vorderindien.

Vertheilung der Regenmenge auf die Monate in mm.

	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dez.
Ratnagiri (34 ü. M.)	27	0.2	0	4	36	795	839	511	384	86	20	8
Mahableshwar (1380 ü. M.)	10	1	10	23	32	1802	2575	1742	860	137	28	10

Ratnagiri, an der Westküste Vorderindiens, am Fusse der Ghâts, befindet sich in einem Gebiete, dessen Wälder in der Trockenzeit laublos sind. Die Tabelle zeigt, dass die Trockenzeit weit mehr ausgeprägt ist, als im malayischen Waldgebiet, sogar als in Ostjava; wirklich trockenkahle Wälder gehen dem letzteren Gebiet denn auch ab. Mahableshawa ist von immergrünem Hochwald umgeben. Auch hier ist eine lange, wohl ausgeprägte trockene Jahreszeit vorhanden, doch ist dieselbe immerhin weniger arm an Niederschlägen als im Tiefland. Niedrigere Temperatur und grosse Bodenfeuchtigkeit dürften ausserdem zur Erhaltung des Laubes wesentlich beitragen.

Ausser der grossen Regenmenge kommt den tropischen Hochwaldgebieten grosse Luftfeuchtigkeit zu Gute, welche während der Nacht sich der Sättigung nähert, aber auch während der Mittagsstunden, wenigstens in den Gegenden mit immergrünem Wald, kaum unterhalb 70% fällt.



Fig. 125. Monsunwald in Birmah. Bwet Reserve, Thawawaddy. *a* Schleichera trijuga. *b* Homalium tomentosum. *c* Xylia dolabriformis. *d* Bambusa. Nach einer Photographie von Herrn J. W. Oliver, Conserv. of forests, Birmah.

Die Bedeutung der Temperatur als Factor der Ausbildung und Erhaltung tropischer Hochwälder ist eine weit geringere als diejenige der Hydrometeore. Sie bewegt sich in Graden (25—30 C), die das ganze Jahr hindurch, falls die nöthige Feuchtigkeit vorhanden ist, sämmtliche vegetative Thätigkeiten begünstigt. Sie ist auch niemals hoch genug, um, bei hinreichender Feuchtigkeitsmenge im Boden, ein Missverhältniss zwischen Abgabe und Aufnahme des Wassers und hiermit Vertrocknen oder Abwerfen des Laubes zu bedingen. Der Laubfall tritt vielmehr nur da ein, wo bei grosser Hitze Wasserarmuth im Boden und in der Luft herrscht.

In die Existenzbedingungen der Vegetation in tropischen Hochwaldgebieten werden folgende Tabellen eine Einsicht eröffnen.

Tabelle VI.

Batavia 6° 11′ S. B., 160° 50′ E., 7 m. ü. M. 25 Jahre.

	Temperatur		Relat. Feuchtigkeit		Bewölk.	Regen	
	Mitt.	Tägl. Ampl.	Mitt.	Tägl. Ampl.		Menge	Tage
Januar . . .	25.3	5.2	87	24	7.4	356	22.6
Februar . .	25.4	5.2	87	23	7.3	317	20.4
März . . .	25.8	5.9	86	26	6.7	204	17.3
April . . .	26.3	6.4	85	28	5.8	117	13.6
Mai . . .	26.4	6.6	84	29	5.4	85	9.7
Juni . . .	26.0	6.7	83	30	5.4	88	9.2
Juli	25.7	7.2	81	32	4.7	57	6.9
August . . .	26.0	7.7	78	35	4.1	39	5.3
September .	26.3	7.6	78	35	5.0	76	7.9
October . .	26.4	7.5	79	34	5.7	108	10.1
November .	26.1	6.8	82	31	6.8	122	13.4
December .	25.6	6.0	85	27	7.2	233	18.9
						1803	155.3

(Meteorol. Zeitschr. 1893. S. 353.)

Tabelle V.

Nord-Indien. Sibsagar 26° 59 N., 94° 40′ E., 101 m. ü. M.
(Vegetation in Upperassam: Dichter Wald.

	Mittl. Temp.	Relat. Feuchtigkeit	Bewölkung	Niederschlag
Januar . . .	14.3	89	5.2	30
Februar . . .	16.1	84	6.1	55
März . . .	19.7	83	6.6	116
April . . .	22.9	86	7.7	249

Tabelle V (Fortsetzung).

Mai . . .	25.2	86	8.4	295
Juni . . .	27.7	87	9.0	371
Juli	28.3	86	9.2	396
August . . .	28.1	86	8.7	394
September .	27.1	88	8.2	301
October . .	24.8	87	6.1	100
November .	19.7	87	4.6	31
December .	15.5	88	4.2	14

Meteor. Zeitschrift 1894. S. 411. Jahr: 2381.

Tabelle VI.

Manila. 14° 35 N, 27° 11′ E. 14.2 ü. M. Jahr 1890.

	Temperatur			Relat. Feuchtigk.	Regen		Verdunstung	Tage	
	mittl.	max.	min.		Menge	Tage		heiter	trübe
Januar . . .	25.6	32.3	17.8	78	14	8	162	7	1
Februar . .	25.9	32.8	18.2	74	16	5	179	6	2
März . . .	27.3	34.8	20.5	69	16	5	257	16	15
April . . .	27.9	35.6	21.9	73	77	8	251	11	6
Mai . . .	27.9	35.7	22.9	79	70	14	221	2	24
Juni . . .	27.3	34.7	22.2	82	255	15	208	4	9
Juli	27.3	33.1	22.4	83	502	18	150	0	17
August . .	27.4	33.3	22.3	82	131	13	163	0	12
September .	26.5	33.2	22.5	87	539	27	118	0	26
October . .	26.1	32.2	20.4	86	205	25	145	2	18
November .	25.4	32.2	18.4	80	210	15	145	9	15
December .	25.2	32.1	17.8	79	45	8	159	20	2
Jahr . .		35.7	17.8		2080	161	2157	77	147

Meteorol. Zeitschr. 1893. S. 73.

Tabelle VII.

Sandakan (Borneo) 6° N, 118° E. 1888.

	Temper.			Mittl.		Rel. Feucht.		Regenmenge	Bewölkung
	9h.	3h.	9h.	Max.	Min.	3h.	9h.		
Januar	26.1	27.8	25.2	28.6	23.3	74	86	280	5.7
Februar	27.4	28.5	25.7	29.0	23.4	68	82	48	5.3
März	28.5	29.7	26.3	30.3	23.8	66	82	101	3.3
April	29.4	30.4	27.9	32.2	24.6	63	84	47	2.7
Mai	29.3	30.8	27.1	33.0	24.7	63	85	72	2.0
Juni	27.6	31.5	26.4	31.8	23.9	62	85	236	5.0

Tabelle VII (Fortsetzung).

Juli	27.8	31.6	26.9	31.9	24.3	62	81	81	5.0
August	28.3	31.4	26.5	32.4	23.8	60	83	300	3.3
September . . .	28.0	30.0	26.7	31.4	23.5	67	85	339	4.0
October	28.6	30.2	25.7	31.9	23.9	69	88	239	3.3
November . . .	28.2	30.0	24.8	30.9	23.8	70	86	343	3.0
December	28.1	29.3	26.1	30.1	24.1	72	87	496	4.7
Jahr								2582	3.9

(Meteorolog. Zeitschr. 1889, S. 316.)

Tabelle VIII.

Gabun, Ssibange-Farm. 0^0 25′ n. B., 9^0 35′ ö. L. Seehöhe ca. 90 m.
Jahr 1880.

	Temperatur		Relat. Feucht.		Bwlk.	Heitere	Regen-		Windst.
	7 U.	2 U.	7 h.	2 h.	Mittl.	Tage	Menge	Tage	2 h.
Januar	22.6	29.6	98	72	5.3	2	170	18	2.2
Februar	23.6	29.3	95	73	7.0	1	271	21	2.2
März	23.8	28.4	96	77	7.9	0	490	28	1.9
April	24.1	28.9	95	77	7.5	0	331	25	2.3
Mai	23.8	28.4	94	72	7.9	0	64	17	1.9
Juni	20.9	26.3	94	73	7.6	2	30	3	1.9
Juli	21.3	25.2	91	75	9.2	0	1	10	1.7
August	21.7	26.2	93	77	8.6	0	27	18	1.7
September . . .	22.8	27.6	92	70	8.4	0	108	21	2.2
October	23.3	27.7	95	73	8.5	0	198	26	2.0
November . . .	23.0	27.3	97	70	8.3	0	619	25	1.7
December . . .	22.9	28.1	97	79	7.9	0	299	24	1.6
							2608	236	

Im Juli 14, im August 15 Nebeltage. — Reiche Thaufälle.

Vegetation: Urwald, einzelne Häuschen 1000—8000 Schritt vom Urwald. Zeitschrift d. Ges. etc. 1881, S. 424.

Tabelle IX.

Kamerun Seehöhe 12 m. Jahr 1890—1891.

	Temp. 2 Uhr	Absol. Max.	Rel. mittl. Feuchtigkeit	Mittl. Bewölk.	Regen- Menge	Tage
April	28.3	31.2	88	8.4	292	16
Mai	27.9	31.2	88	8.2	164	19
Juni	26.2	21.4	88	9.4	407	24
Juli	25.3	27.7	92	9.3	1050	26



Fig. 126. Südindische Wüste: Acacia planifrons. Nach einem Aquarell von Lady Brandis.

Tabelle IX. (Fortsetzung).

August	25.6	28.4	89	8.8	473	27
September . . .	26.3	29.0	92	9.1	473	25
October	26.1	29.4	94	8.8	406	26
November . . .	27.6	30.8	96	8.2	175	22
December . . .	28.2	30.0	90	7.8	73	12
Januar	28.6	30.8	89	5.5	54	14
Februar	29.3	31.0	88	4.7	97	12
März	28.8	31.2	88	5.6	214	15

Zeitschr. 1893, p. 435.

Tabelle X.
Colon (Panama).

	Temperatur			Relative		Regen	
	6a	1 p.	tägl. Amp.	Feuchtigk.	Bewölk.	Menge	Tage
December .	25.3	28.3	6.8	82	4.1	196	15
Januar . .	25.7	28.0	5.5	78	5.0	42	11
Februar . .	25.2	27.8	6.2	77	5.0	28	12
März . .	25.5	28.0	4.9	76	3.8	40	10
April . . .	26.2	29.0	7.6	77	4.2	54	14
Mai . . .	25.0	28.7	8.1	84	5.9	296	21
Juni . . .	25.0	28.4	7.3	87	7.1	444	26
Juli . . .	25.4	28.3	7.4	87	7.3	398	26
August . .	24.5	28.0	8.1	88	6.9	259	24
September .	24.4	28.2	8.5	88	6.3	215	21
October . .	24.2	28.1	9.1	88	6.2	354	25
November .	24.4	28.0	8.2	87	6.6	561	23

Jahr 28.2. Mittlere Temp.: Jahr 26.4. Regen: Jahr 2887. — Zeitschr. 1886, p. 367.

3. Dornwaldklima in Vorderindien.

Die vorderindische Halbinsel bietet nur an ihrer Westküste und in einem kleinen Theil des Nordostens, im Monsungebiet des Ganges und Brahmaputra, die für Hochwald (Regenwald und Monsunwald) nöthige Regenmenge. Im mittleren Theile der Halbinsel fallen meist 760—1900 mm, nach Hann's Karte befindet sich da etwa zwischen dem 80 und 88° ö. L., dem Wendekreis und dem 18° n. B. ein weites Gebiet mit etwa 125 cm Regen. Der südliche und der nordwestliche Theil der Halbinsel sind, im Grossen, weit regenärmer (380—760 mm); letzterer grenzt an das westliche Gebiet des Indiens.

Alle diese Gebiete erhalten Sommer- und Hochsommerregen, mit Ausnahme des Süd-Ostens (Madras), wo Herbstregen vorherrschen. Sie



Fig. 127. Tropische Savanne: Die Campos in Minas novas, Brasilien. Nach Martius.

sind von Dornwald, Halbwüsten, im Süden von Wüsten je nach der Regenmenge überzogen. Baumwuchs ist nirgends ganz ausgeschlossen (Fig. 126).

Das Klimas ist überall Gehölz-, nirgends Grasflurklima: während der Vegetationszeit äusserst heiss, meist sehr trocken, letzteres namentlich während der kühlen Winter- und Frühjahrsmonate.

Tropisches xerophiles Gehölzklima.

Tabelle XI.

	Roorkee. 29° 52′ N., 77° 56′ E., 270 ü. M.				Patna 25° 37′ N., 85° 14′ E., 56 ü. M.			
	Mittlere Temper.	Amplit.	Relat. Feuchtig.	Regenmenge	Mittlere Temper.	Amplit.	Relat. Feuchtig.	Regenmenge
Januar	13.6	13.7	70	52	15.9	10.2	69	18
Februar	15.4	12.9	62	37	18.4	13.6	57	12
März	21.6	14.8	52	24	25.1	14.2	43	59
April	28.0	15.7	36	9	30.1	14.0	40	7
Mai	29.0	13.8	42	28	31.2	11.5	55	46
Juni	32.2	10.5	54	124	30.8	7.6	72	181
Juli	28.8	6.0	80	329	29.0	4.5	83	280
August	28.2	6.3	81	316	28.7	4.2	84	258
September	27.7	9.4	76	140	28.6	5.3	81	201
October	22.5	15.2	65	15	26.2	8.5	72	70
November	16.8	16.5	63	5	21.0	11.7	65	5
December	12.8	14.4	71	9	16.9	12.0	69	4

(Meteorologische Zeitschrift 1894, S. 411.)

4. Gehölzklima und Savannenklima in Brasilien.

Der Unterschied zwischen Gehölzklima und Grasflurklima zeigt sich sehr instructiv beim Ueberschreiten des südbrasilianischen Küstengebirges Serra do Mar, welches von Nord nach Süd streichend, dem Seewind einen so grossen Theil seiner Feuchtigkeit entzieht, dass es schon erheblich trockenere Winde sind, welche über die brasilianische Hochebene bis nach den Anden hinüberwehen, deren mächtige Mauer, den übrig gebliebenen Wasserdampf condensirt.

Oestlich der Serra do Mar dehnt sich der grossartige immergrüne brasilische Küstenwald aus, meist nur solche Unterbrechungen, wie sie die Cultur hervorgerufen hat, aufweisend; westlich herrscht die Savanne

vor. Der Wald zieht sich auf die Ränder der Flüsse zurück (Galleriewald) oder bekleidet häufig als lockerer, niedriger Savannenwald, auch als Hochwald die östlichen, dem Seewind ausgesetzten Abhänge der Gebirgszüge, oder auch muldenartige Bodenvertiefungen, in welchen das Grundwasser sich ansammelt. Erst die Flanken der Anden sind wieder von echten immergrünen hochstämmigen Regenwäldern bedeckt‘ indem sie, dank ihrer mächtigen Höhe, dem Wind den Rest seiner Feuchtigkeit entziehen.

Landet man z. B. in dem Küstenplatz Santos in der Provinz São Paulo, so wird man an dem stattlichen Wuchs immergrüner Bäume, an dem massenhaften Auftreten der Epiphyten, an stattlichen Lianen erkennen, dass man sich im Gebiet des Hochwalds befindet, wenn auch letzterer in der Nähe der Stadt ausgerodet ist. Santos hat in der That eine jährliche Regenmenge von 250 cm.

Raiz de la Serra, am Fusse der Serra (21 m ü. M.) weist eine noch grössere Regenmenge auf als der Küstenplatz Santos, nämlich 280 cm und Alto da Serra (800 m. ü. M.), auf dem Gebirge selbst gelegen, besitzt sogar 336 cm. Ist aber der Kamm des Gebirges überschritten, so fällt die Regenmenge unterhalb der für Hochwald nöthigen Höhe herab, aber nicht Niederwald, sondern Savanne wird die herrschende Vegetation. Am Fusse der Serra liegt São Paulo (740 m ü. M.) mit noch 120—150 cm Regen, aber die Regenmenge nimmt mit der Entfernung vom Gebirge — natürlich abgesehen von den Gebirgszügen des Inneren ab. Porto Ferreira (531 m ü. M.) hat z. B. 1042 mm. Unter 100 cm scheint die Regenmenge in der Provinz São Paulo nicht zu fallen.

Die nördlich von der Provinz São Paulo gelegene Provinz Minas Geraes wird nach Saint-Hilaire, durch die Serra do Espinhaço, in ein östliches Gebiet des Hochwaldes und ein westliches der Savanne (Campos) und der laubabwerfenden Savannenwälder gegliedert. Im ersteren überschreitet die jährliche Regenmenge 200 cm, im letzteren schwankt sie meist zwischen 100—150 cm, und erreicht, im Durchschnitt, nicht 170 cm.

Nach Süden erstreckt sich die Region der Savannen sammt den sie auf feuchterem Boden ersetzenden Savannenwäldern über das Innere der Provinzen Parana und Sta. Catharina (Araucaria-Savannen) nach Rio Grande do Sul, wo sie, durch Verlust des Baumwuchses, in die reine Grassteppe, die Pampa übergehen.

Im Norden hingegen, im Sertão, tritt die Savanne allmählich gegen Dornwald und Dorngebüsch mehr und mehr zurück. Woher rührt der Unterschied in der Vegetationsdecke der südlichen und der nördlichen inneren Provinzen, warum ist in ersteren die Grasflur, — allerdings als Savanne nicht ganz ohne Baumwuchs und von Savannen-



Fig. 128. Tropischer Dornwald. Mexico. Sta. Maria, tierra caliente, Staat Vera Cruz. In der Mitte: Cereus polylophus, hinter demselben: Acacia cornigera.
Nach einer Photographie von Herrn Prof. Dr. E. Stahl.

wäldern unterbrochen, — in letzteren aber das Gehölz vorwiegend? Die klimatischen Unterschiede geben eine bestimmte Antwort.

Das Camposgebiet besitzt ein ausgezeichnetes Grasflurklima: namentlich häufige Niederschläge und mässige Wärme während der Vegetationszeit, dagegen enthält das Klima einen für das Gehölz ungünstigen Factor in dem trockenen, kalten Winter. (Vgl. S. 188.)

Tropisches Grasflurklima.

Brasilianische Campos.

Tabelle XII.

São Paulo. 23° 36′ s. B. 46° 25′ w. v. Gr., 745 m ü. M.

	Mittel	Temperatur		Relative Feuchtigk.	Regen		Heitere Tage
		Monatl.	Extreme		Menge	Tage	
Januar	21.4	34.2	15.3	88	300	21	7
Februar	21.7	32.2	11.6	82	158	16	8
März	19.8	31.3	14.3	87	134	22	6
April	18.6	28.8	8.8	87	114	19	9
Mai	15.4	26.7	6.6	88	64	13	10
Juni	15.1	26.0	6.8	88	17	4	21
Juli	14.0	25.0	5.4	86	23	10	14
August	13.9	30.4	6.3	74	6	6	20
September	17.3	30.2	8.8	93	177	22	7
October	18.5	33.0	5.7	86	137	16	13
November	19.0	32.8	8.5	80	79	15	15
December	21.3	32.1	13.5	83	288	24	7
					1497	188	

Verdunstung: 1887 545.2 mm. 1888 454.0 mm.

Nach den 5jährigen Beobachtungen von Joyner (Meteorol. Zeitschr. 1886, S. 312) sind die mittleren tiefsten Temperaturen: Mai 2.7, Juni 1.7, Juli 2.1, August 0.7.

Tabelle XIII.

Tatuhy. (Prov. S. Paulo.)

23° 20′ s. B., 48° 10′ w. v. Gr. 600 m ü. M. 1888.

	Temperatur			Relative Feuchtigk.	Regen		Ganz heitere Tage
	Mittel	Extreme			Menge	Tage	
Januar	21.8	33.6	12.0	75	103	7	18
Februar	20.7	35.5	14.5	76	124	17	10
März	21.4	33.9	13.9	81	105	12	13
April	16.3	30.9	7.0	90	8	4	16
Mai	16.3	27.7	2.2	90	206	13	12
Juni	14.8	25.6	4.0	52	26	4	19

Tabelle XIII (Fortsetzung).

Juli	14.2	25.0	4.0	83	18	4	26
August	16.1	27.7	5.3	82	135	8	19
September . . .	18.6	29.7	10.7	85	152	11	11
October	21.8	34.0	7.8	85	211	15	8
November . . .	21.4	34.3	16.0	85	285	17	9
December . . .	23.4	35.7	11.0	85	20	15	9
					1393	127	

Verdunstung: 736 mm.
Tatuhy liegt weiter im Innern als S. Paulo.

Tabelle XIV.

	Campos von Minas.			Hochwald in Minas.
	Uberaba. 19° 33 S. 48° 5 W. 750 m ü. M. 3 Jahre	Congonhos de Sabara. 19° 47 S. 44° 19 W. 695 ü. M. 25 Jahre	Queluz. 20° 40 S. 44° 17 W. 982 ü. M. 1²/₃ Jahr	Gongo Soco. 19° 58 S. 43° 33 W. 2 Jahre. 1090 m ü. M.
December	211.3	390	339.1	369.6
Januar .	308.3	299	301.7	604.3
Februar .	321.3	221	303.1	537.7
März . .	142.3	192	94.5	253.0
April . .	109.3	52	29.2	172.0
Mai . .	31.3	36	31.2	57.9
Juni . .	25.0	15	12.0	55.1
Juli . .	13.7	11	22.3	34.0
August .	29.3	13	19.5	20.3
September	59.7	53	109.0	93.2
October .	137.3	121	87.5	169.7
November	172.0	234	104.0	573.5
Jahr mm	1560.8	1637		2939.3

Draenert in Meteorol. Zeitschr. 1886.

Das Klima ist jedoch dem Baumwuchs nicht so ungünstig, dass es xerophilen Savannenbäumchen unmöglich machte, sich in der Prärie zu behaupten und ihr dadurch den Charakter der Savanne zu verleihen. An den Punkten, wo Bodenwasser reichlicher vorhanden ist, wo die Winde, namentlich im Winter, schwächer wehen, wo die Luftfeuchtigkeit grösser ist, siegt das Gehölz über die Grasflur, so dass das ganze Gebiet die Abwechselung beider Formen in parkartiger Gliederung aufweist.

Im Gegensatz zum südlichen besitzt der mittlere Theil des centralen Brasilien, das sogenannte Sertãogebiet, ein xerophiles Gehölzklima.

Es ist dort das ganze Jahr hindurch heiss, zeitweise sehr heiss, die dem Gehölz schädlichen trockenkalten Wintermonate fallen weg, dagegen enthält das Klima für die Grasflur weniger günstige Momente in der grösseren Hitze und in der geringeren Menge der Niederschläge im grössten Theile des Gebiets mit Ausnahme der Küste. Endlich ist die Vegetationszeit vielfach von trockenheissen Perioden unterbrochen.

Das Sartãogebiet, also namentlich das Innere Brasiliens zwischen Minas geraes und dem Amazonasbecken ist denn auch weit reicher an Gehölzen als das südliche, kühlere Camposgebiet. Der Baumwuchs ist in der Savanne reichlicher, weite Strecken sind von Savannenwald und Dornwald überzogen, überhaupt herrscht das Gehölz über die Grasflur weit vor. Im Einzelnen angeben, warum hier Gehölz, dort Savanne auftritt, ist beim Fehlen genauerer meteorologischer und geognostischer Daten, — denn der Boden spielt in solchen Mischgebieten eine grosse Rolle, — zur Zeit nur theilweise möglich (Vgl. Kap. V).

Ein ganz schmaler Küstenstrich der Provinz Pernambuco besitzt eine sehr grosse Regenmenge, geradezu Hochwaldklima (Pernambuco 297 cm). Der Baumwuchs ist in den öffentlichen Anlagen der Hauptstadt äusserst üppig; über die ursprüngliche Vegetation lässt sich nichts angeben.

Tropisches xerophiles Gehölzklima.

Tabelle XV.

Klima des Sertão.

	Colonia Isabel (Prov. Pernambuco) 229 ü. M. 80 Kil. v. d. Küste.			Valle do alto Parnahyba. 6° S. B., 43° 30′ W. 124 ü. M.	Fortaleza, Ceará-Küste.	S. Anna d. Sobradinho am unteren R. S. Francisco.		
	Mittl. Temp.	Relat. Feucht.	Regenmenge	Regenmenge	Regen	Rel. Feucht.	Regen-Menge	Regen-Tage
December	26.3	65	25.9	80.8	58.6	67	22	2.3
Januar	26.5	68	36.1	219.0	165.4	67	78	3.7
Februar	26.7	69	46.6	109.8	269.9	73	40	6.0
März	26.1	74	77.7	234.4	294.4	77	148	7.0
April	25.8	76	144.7	81.4	307.5	77	11	1.3
Mai	24.9	79	193.0	55.4	256.4	84	5	1.0
Juni	23.9	81	144.8	0.0	133.9	77	7	1.7
Juli	23.0	81	154.7	0.0	82.9	78	1	0.5
August	23.2	79	124.9	0.0	77.6	70	0	0.0
September	23.6	75	49.9	0.0	52.3	64	12	0.2
October	24.8	68	19.2	93.8	17.8	64	38	2.5
November	26.0	64	19.5	91.0	72.2	66	11	1.5
Jahr			mm 1037.0	mm 965.6	mm 1491.5	mm 375. Regenmenge: 1884 = 399, 1885 = 527, 1886 = 186 mm.		
	Draenert in Meteorol. Zeitschr. 1887.)			Draenert.	Draenert			

5. Klima des nördlichen Südamerika.

Zwischen den waldreichen Gebieten des Amazonasbeckens und des südlichen Theils des Orinokobeckens befindet sich das kleine guianische Savannengebiet, über dessen Klima keine Daten vorliegen. Nördlich vom Orinoko bis zur waldigen Gebirgsküste am Antillenmeer, dehnt sich das weite Präriengebiet der Llanos aus, — meist typische Savanne, bald mit sehr zerstreuten, bald mit dichter gedrängten Bäumen. Hochwald zeigt sich, nach meinen Beobachtungen als Galleriewald an den Wasserläufen, Savannenwald am Fuss der Küstencordillere, also mit zunehmender Regenmenge, — oder auch in feuchten Bodenvertiefungen, wie in den Campos.

Ueber das Klima der Llanos ist man nur im Allgemeinen unterrichtet; genaue meteorologische Daten fehlen. Doch lässt sich nach dem vorliegenden Material das Klima als gehölzfeindlich bezeichnen. Das Jahr zerfällt in eine fünfmonatliche, völlig regenlose Trockenzeit, die mit unserem Winter und Vorfrühling zeitlich zusammenfällt, und eine Regenzeit, welche Ende April beginnt. Die Trockenzeit ist es, welche im Llanosklima gehölzfeindlich ist, indem während des grössten Theils ihrer Dauer der trockene Ostpassat bei grosser Hitze und grösster Lufttrockenheit beinahe fortwährend und meist mit grösster Intensität bläst.

Eine windige Trockenzeit ist aber dem Gehölze ungünstig, während sie der völlig ausgedörrten Prärie, die nur in ihren unterirdischen Theilen fortexistirt, keinen Schaden zufügt, — ausser wenn sie sich übermässig ausdehnt. Derartige abnorm lange Dürreperioden sind nicht selten, aber für die Gehölze noch verhängnissvoller als für den Graswuchs.

Während der Regenzeit regnet es, nach Humboldt, beständig. Hierin liegt aber eine direkte Begünstigung der Prärie, deren Bestehen, wie wir wissen, mehr von grosser Häufigkeit, als von grosser Menge der Niederschläge während der Vegetationszeit abhängt.

Zur Kennzeichnung des Llanosklimas seien aus Hann's Klimatologie folgende Stellen wiedergegeben: „Unvergleichlich ist die Reinheit der Luft vom December bis in den Februar. Der Himmel ist beständig wolkenlos, und zieht je ein Gewölk auf, so ist dies ein Phänomen, das die ganze Einwohnerschaft beschäftigt. Der Wind bläst stark aus E und NE.“ (Humboldt.)

C. Sachs, der sich in der Trockenheit (Dec. 1876 bis Febr. 1877) zu Calabozo (9^0 N., 150 m ü. M.) aufhielt, fand eine Morgentemperatur von 22—25^0 vor Sonnenaufgang und 34—35^0 zwischen 1 h und 2 h Nachm. Im Februar war das Mittel um diese Zeit 35.9 und die relative Feuchtigkeit 30%, in einzelnen Fällen nur 16%. Der Ostpassat wehte constant, er setzte

hier mit Sonnenaufgang ein und liess gegen Mittag nach. Gänzliche Trockenheit herrscht durch fünf Monate, Thaubildung fehlt während derselben. Im April beginnt die Regenzeit und das zur Wüste ausgedörrte Land bedeckt sich wieder mit einem dichten Pflanzenwuchs (S. 365, 366).

Die kleinen westlichen Inseln des westindischen Archipels sind sämmtlich von Gehölzen eingenommen, welchen die hohe Luftfeuchtigkeit zu Gute kommt. Die Gehölze sind, bald als Dornwald (z. B. Saint Kitts), bald als Regenwald (z. B. Dominica) ausgebildet, je nachdem die Regenmenge weniger oder mehr als ca. 150 cm beträgt. Die Vegetation der beiden Inseln, deren Regenverhältnisse unten mitgetheilt sind, kenne ich aus eigener Anschauung. Die Regenmenge beträgt, wie ich aus Erfahrung weiss, in Dominica auf den Bergen, wo der Hochwald seine völlige Ueppigkeit entfaltet, beträchtlich mehr, als in Roseau, oder überhaupt an der Küste. Saint-Kitts hat so hohe Berge wie Dominica nicht.

Tabelle XVI.

Regen in den kleinen Antillen.

Regenfall in Roseau. Das Mittel von 21 Jahren (1865 bis 1885) beträgt 1901; das Minimum während dieses Zeitraumes 1309, das Maximum 2690. Monatsmittel:		Regenfall in S. Kitt. Das Mittel von 30 Jahren (1856—1885) betrug 1292; das Minimum 895, das Maximum 2111, 200 cm nur ein Jahr überschritten. Monatsmittel:	
December	145	December	96
Januar	148	Januar	103
Februar	71	Februar	48
März	56	März	55
April	61	April	90
Mai	73	Mai	98
Juni	207	Juni	92
Juli	266	Juli	105
August	274	August	144
September	223	September	154
October	176	October	173
November	200	November	134

(Meteorol. Zeitschr. 1886, p. 462.)

Die grossen Antillen Jamaica, Haiti, Cuba besitzen theils Hochwald, theils Dornwald oder vielleicht Savannen. Es ist nicht möglich, sich nach der vorliegenden Litteratur ein irgendwie deutliches Bild der Vegetation dieser Inseln zu machen.

6. Klima des tropischen Afrika.

Reiche Abwechselung von Wald und Savanne zeigt sich an der Westküste des tropischen Afrika. Die echte Wüste hört wenig südlich vom

Wendekreise auf und wird durch eine noch sehr dürftige offene Gehölzvegetation mit Adansonia digitata und Borassus flabelliformis ersetzt (Saint Louis 42 cm, Gorée 53 cm Regen). Weiter nach Süden wird der Baumwuchs reichlicher und üppiger. In der Umgebung von Sierra Leone (319 cm Regen) sind Ebene und Berge von Hochwald bedeckt. An der Zahnküste und Goldküste (Elmira 72 cm, Christiansburg bei Akkra 58 cm Regen) ist die Vegetation wieder ärmlicher. Oestlich von Akkra, im Golf von Benin, herrscht echte Savanne mit Fächerpalmen (Lagos 172 cm Regen, nach 2 jähr. Beob.), das Gebiet an der Mündung des Niger, dasjenige von Kamerun (249 cm), Gabun (226 cm) sind von Regenwald bedeckt, im Hochland von Gabun jedoch herrschen baumreiche Savannen vor. Südlich von Ogowe nehmen letztere auch an der Küste die Oberhand und Regenwald zeigt sich nur an Flüssen und Lagunen. In Jumba tritt Wald (Regenwald?) von Savannen unterbrochen wieder auf, bis zur Mündung des Kiulu, südlich von welcher Savanne mit Fächerpalmen und Affenbrotbäumen vorherrschend sind (Chinchoxo 108 cm). Die letzten grossen Wälder bekleiden, wohl mehr als Galleriewälder, die Niederungen der Congomündung, während das Hochland am unteren Congo (San Salvador 988 mm) von Savanne bedeckt ist. Südlich von der Congomündung zeigt sich zunächst wiederum Savanne, mit riesigen Adansonien. In der Richtung südwärts zeigt die Savanne allmähliche Verkümmerung, und bei Kinsembo tritt mit dem Vorherrschen der Succulenten (Euphorbia, Aloë) Wüstencharakter auf. Nördlich von Mossamedes zeigt sich zuerst Welwitschia mirabilis, der Graswuchs wird immer spärlicher, und jenseits des Kunene, des Grenzflusses von Unterguinea, wachsen auf dem ausgedörrten und steinigen Land nur noch verstreute Grasbüschel und genügsame Dorngewächse.

In deutlichster Weise zeigt sich, nach dem Vorhergehenden, die Vertheilung von Hochwald — wohl überall Regenwald — und Savanne von der Regenmenge abhängig. Ersterer ist überall da Alleinherrscher, wo die Niederschläge 200 cm im Jahre erreichen, er wird durch die Savanne gänzlich verdrängt, wenn die Regenmenge 170—180 cm nicht übersteigt. Endlich verkümmert die letztere bei etwa 30—35 cm Regen zur Wüste.

Stellenweise, in fruchtbaren Gebieten, namentlich in solchen mit hoher Luftfeuchtigkeit, wechselt die Savanne mit Savannenwäldern ab, die in anderen Gebieten, z. B. auf der Hochebene am Congo und südlich von der Congomündung, zu fehlen scheinen.

Fragt man sich, warum die für Hochwald zu trockenen Gebiete von der Savanne, also der Grasflur und nicht von Niederholz behauptet sind, so wären als für die Grasflur günstig die Häufigkeit der Niederschläge, die sich in der grossen Zahl der Regentage ausdrückt, und die nicht sehr hohe Temperatur zu erwähnen. Für die Congoküste erwähnt Pechuel-Loesche das nicht seltene Vorkommen andauernder Dürreperioden, z. B. Jahre mit nur 20 cm Regen, und solche sind, wie früher erläutert, dem Bestehen der Grasflur weit weniger verhängnissvoll als demjenigen der Gehölze. Die reichliche Thaubildung der normalen trockenen Jahreszeit wird wohl auch in solchen Dürreperioden die oberflächliche Bodenschicht befeuchten, während sie für die Wurzeln der Holzgewächse nicht in Betracht kommt. Unsere meteorologischen Tabellen für

San Salvador auf dem Savannenhochland am unteren Congo zeigt, dass dort, namentlich in der trockenen Jahreszeit, heftige Winde wehen. Auch dieser Umstand kommt der Grasflur zu Gute, indem sie dem Gehölz ungünstig ist. Immerhin ist unsere derzeitige Kenntniss des afrikanischen Klimas noch zu unvollkommen, um eine ganz befriedigende Antwort der Frage zu ermöglichen.

Unsere Kenntnisse der Savannengebiete auf dem Hochplateau des inneren tropischen Ost-Afrika sind meteorologisch noch sehr unvollkommen, doch weisen die vorliegenden Daten, z. B. die unten mitgetheilte Tabelle, auf ein typisches Savannenklima hin, mit mässig warmer Vegetationszeit, während welcher etwa 100 cm Regen in sehr häufigen Güssen (siehe Zahl der Regentage) fallen.

Tropisches Grasflurklima.

Tabelle XVII.

Klima der westafrikanischen Savannen.

Chinchoxo (Loango). 5° 9′ S., 12° 4′ E., 12 m ü. M. 2 Jahre.

	Temperatur (1874)		Rel.Feuchtigk.	Tage (1875)		Regen- (1875)	
	6 h	2 h	mittel (1874)	heiter [1]	trüb [2]	Tage [3]	Menge
Januar	22.79	27.04	87	0	6	13	311
Februar	24.17	28.45	84	0	5	14	301
März	23.77	28.44	82	1	8	16	267
April	22.92	26.24	88	0	5	17	202
Mai	21.56	24.70	86	1	2	8	107
Juni	20.50	23.99	86	11	2	0	? [4]
Juli	19.06	22.84	84	5	4	0	? [4]
August	19.37	22.01	88	1	13	4	9
September	21.79	23.91	83	1	18	4	11
October	23.26	25.94	84	0	8	7	10
November	23.88	27.69	85	0	9	9	177
December	23.49	27.75	85	8	3	3	25
Jahr				28	83	95	1419

Die Regenmenge ist ausserordentlich schwankend, soll in einzelnen Jahren auf 200 mm gefallen sein, doch liegen genaue Messungen nicht vor. Starker Thau in der trockenen Jahreszeit, oft entsprechend einem Niederschlag von 3 mm.

---

[1]) Bewölkung = 2 und weniger.
[2]) Bewölkung = 8 oder mehr.
[3]) mit messbarem Niederschlag.
[4]) Nicht messbar.

Tabelle XVIII.

Westafrikanische Savannen.

San Salvador (Congo). 6° 17′ S., 14° 53′ E. 579 ü. M. (Hochebene).

	Temperatur		Relat. Feucht.		Bewölk.		Regen		Windstärke	Verdunstung
	3 h. a.	3 h. p.	9 h.	3 h.	9 h.	3 h.	Menge	Tage		
Januar . .	23.4	27.8	80	61	7.8	6.4	59	11.0	5.4	147
Februar . .	24.0	28.9	80	59	7.5	6.9	118	11.7	5.8	150
März . . .	24.3	28.4	79	60	7.3	5.6	132	10.7	6.0	129
April . . .	24.0	28.2	84	67	7.8	7.2	271	17.3	4.4	100
Mai . . .	22.5	27.7	88	65	8.3	5.3	87	9.3	5.4	88
Juni . . .	19.9	26.6	87	58	8.4	2.9	8	5.0	5.1	59
Juli . . .	18.7	25.5	84	53	7.7	2.3	0	1.5	10.1	110
August . .	19.2	25.9	81	52	7.6	4.6	0	3.5	8.3	130
September .	20.3	27.1	80	56	8.5	5.3	0	3.0	8.9	143
October . .	21.8	27.5	84	59	8.8	7.3	42	9.5	8.4	158
November .	22.3	27.0	86	66	9.2	7.3	194	16.5	6.7	120
December .	22.8	27.0	85	66	8.9	6.8	77	12.0	5.7	120
Jahr . . .							988	111.0		1454

(Meteorol. Zeitschr. 1888, p. 395.)

Tabelle XIX.

Centralafrika, Hochlandsavanne.

Kakoma u. Igonda. 5° 40′ S. 32° 35′ E., 1120 m ü. M. 1881—1882.

	Temperatur			Relat. Feuchtigk.		Bewölkung	Regen	
	7 h	2 h	Mittel	7 h	2 h		Menge	Tage
März	19.0	26.8	21.6	95	58	8.0	293	27
April . . .	18.6	27.3	21.4	94	55	5.7	114	17
Mai	16.7	29.0	20.8	91	43	2.6	13	4
Juni	12.0	28.5	18.0	90	28	1.1	0	0
Juli	11.9	29.5	18.8	86	24	1.3	0	1
August . . .	15.4	30.5	21.7	72	23	2.4	0	0
September . .	20.4	31.5	25.7	52	23	3.0	0	2
October . . .	21.6	33.2	26.8	52	18	2.4	0	0
November . .	22.3	32.1	25.9	60	26	3.9	73	9
December . .	20.3	27.7	23.1	82	52	6.0	124	22
Januar . . .	20.0	28.2	23.0	81	45	5.3	115	15
Februar . . .	18.4	24.1	20.4	93	69	7.3	265	15
Jahr							997	112

Die Monate Juni bis November (trockene Jahreszeit) sind sehr windig, stark ist SO.-Wind vorherrschend. Die Savannenbrände beginnen im Mai.

Meteorol. Zeitschr. 1887, S. 421.

Tropisches xerophiles Gehölzklima

Tabelle XX.
Ladò am oberen Nil. 1878—1884. 5° 2′ n. B. 31° 44 E.
Seehöhe 465 m.

	Temperatur		Relat. Feuchtigk.		Bewölk.	Regen-		Wind-
	7 Uhr	2 Uhr	7 Uhr	2 Uhr	Mittlere	Tage	Menge	stärke
Januar . . .	23.4	34.7	62	29	2.3	0.5	0	2.0
Februar . .	24.6	35.2	62	30	4.1	3.7	0.2	2.1
März . . .	26.5	35.1	74	43	5.0	10.5	27.0	1.9
April . . .	26.4	32.9	74	50	6.2	16.2	135.6	2.1
Mai . . .	25.0	30.9	85	60	6.0	15.2	86.8	2.0
Juni . . .	23.6	29.5	91	60	6.3	19.0	151.4	2.0
Juli . . .	23.0	28.8	90	62	6.4	17.0	217.8	1.9
August . .	23.0	28.6	88	65	5.9	18.4	128.8	1.9
September .	23.0	29.1	88	56	6.0	15.8	122.8	1.9
October . .	22.6	30.2	79	57	5.7	14.0	56.5	1.9
November .	22.5	31.8	75	51	4.5	8.7	20.0	2.6
Dezember .	22.7	33.7	55	24	3.2	2.7	1.6	2.0
						141.7	948.5	

(Meteorologische Zeitschrift 1890, p. 109).

Ueberblicken wir die Ergebnisse dieses Kapitels, so kommen wir zu folgenden Sätzen:

1) Bei mindestens 180 cm Regen hat der Hochwald Alleinherrschaft. Für die Regenmengen 150—180 cm fehlt es an Daten.

2) Bei 90—150 cm Regen kämpfen xerophiles Gehölz und Grasflur. Ersteres siegt bei grosser Hitze und grösseren regenfreien Perioden in der Vegetationszeit, letztere bei milderer Temperatur, reicher Vertheilung der Regen in der Vegetationszeit, windigen Trocken- oder Frostzeiten.

3) Unter 90 cm Regen herrscht xerophiles Niederholz, namentlich Dornwald und Dorngebüsch, beide bei noch geringeren Niederschlägen in offene Niederholzformationen (Halbwüsten) und Wüsten übergehend.

Auswahl der Literatur.

Die klimatischen Tabellen sind entnommen aus: Zeitschrift der österreichischen Gesellschaft für Meteorologie 1866—1885 (I—XX) und: Meteorologische Zeitschrift der deutschen und österreichischen meteorologischen Gesellschaft 1884—1896. — Benutzt wurde ausserdem ohne besondere Angaben: Hann. Atlas der Meteorologie. Gotha 1887.

Brandis, D. On the distribution of forests in India. Ocean Highways. 1872.
— Influence of forests on rainfall. Indian forester. Vol. XIV.
— Regen und Wald in Indien. Meteorologische Zeitschr. 1887. p. 369.
van Bebber. Die Regenverhältnisse Indiens. Meteorolog. Zeitschrift. 1885.
Draenert, F. M. I. Die Vertheilung der Regenmengen in Brasilien. Meteorol. Zeitschrift. 1886.
— II. Das Küstenklima der Provinz Pernambuco. Meteorolog. Zeitschrift. Bd. IV. 1887.
Engler, A. Ueber die Flora der deutschen Schutzländer in Westafrika. Gartenflora 1885.
Forbes, H. O. Wanderungen eines Naturforschers im Malayischen Archipel. Deutsche Ausgabe. 2 Bde. Jena 1886.
Gardner, G. Reisen im Inneren Brasiliens. Deutsche Ausgabe. 2 Bde. 1848.
Kurz, S. Preliminary report on the forest and other vegetation of Pegu. Calcutta 1876.
Pechuel-Lösche. Die Vegetation am Kongo bis zum Stanley-Pool. Das Ausland. 1886. No. 20, 21.
Sachs, C. Aus den Llanos.
Saint-Hilaire, A. de. Tableau de la végétation primitive dans la province de Minas geraes. Ann. de sciences naturelles. 1831.
Schweinfurth, G. Allgemeine Betrachtungen über die Flora von Socotra. Engler's Botan. Jahrb. Bd. 5. 1884.
Trimen, H. On the flora of Ceylon, especially as affected by climate. Journal of botany. XXIV. 1886.
Woeikof, A. I. Die Regenverhältnisse des malayischen Archipels. Zeitschr. der österr. Gesellschaft für Meteorologie. Bd. XX. 1885.
— II. Der tägliche Gang der Temperatur und der Hydrometeore in Nordindien. Meteorolog. Zeitschrift. Bd. XI. 1894. S. 403.



Fig. 129. Tropischer Regenwald in der Provinz Chiapas, Süd-Mexiko. An Stämmen links und rechts kletternde Araceen, rechts ausserdem Marcgravia picta, links ein strauchiger unbestimmter Epiphyt, in der Mitte (Hintergrund) klettert an einem Stamm Sarçinanthus utilis. Nach einer Photographie von Herrn Dr. G. Karsten.



Fig. 130. Eben gelichtete Waldpartie im Innern von Samoa, 300 m ü. M. Palmen. (Cyphokentia samoensis Warbg.) Auf dem Aste rechts eine blühende epiphytische Astelia sp. Im Hintergrund der unveränderte Regenwald. Nach einer Photographie.

IV. Immerfeuchte tropische Gebiete.

1. Verbreitung des tropischen Regenwaldes. 2. Allgemeiner Charakter des tropischen Regenwaldes. § 1. Das Aeussere des Waldes. Oberfläche und Profil. — § 2. Das Innere des Waldes. Ungleiche Dichtigkeit. Häufige und verbreitete floristische Bestandteile. Holzgewächse. Kräuter. Lianen und Epiphyten. Der Zug nach dem Lichte. Luftfeuchtigkeit. — § 3. Der tropische Regenwald in Asien. Vegetation und Flora am Gedeh und Salak auf Java. Charakteristische Formen. Vorkommen lebhaft gefärbter Blüthen. Regenwälder von Pegu nach F. Kurz. — § 4. Der tropische Regenwald in Afrika. Der Wald der Loangoküste nach Pechuel-Lösche. Der Regenwald in Usambara. — § 5. Der tropische Regenwald in Amerika. — § 6. Der tropische Regenwald in Australien und Mikronesien. **3. Oekologische Eigenthümlichkeiten der Regenwaldgewächse.** § 1. Bäume und Sträucher des Regenwaldes. Die Stämme der Bäume. Plankengerüste. Borke. Verzweigung. — § 2. Die Bodenkräuter. Farbiges Laub. Die Hymenophyllaceen. — § 3. Die Lianen. Palmlianen. Kletternde Bambusen. Wurzelkletterer. Cyclanthaceen und Pandanaceen. Araceen. Ihre Nähr- und Haftwurzeln. Winder. Ranker. Bauhinia-Arten mit bandförmigen, welligen Stämmen. — § 4. Die Epiphyten. Vorkommen. Eintheilung nach der Lebensweise in Protoepiphyten, Hemiepiphyten, Nestepiphyten und Cisternepiphyten. Charakteristik der Gruppen. Wasserspeicher. Velamen der Orchideen und Araceen. Unbelaubte Orchideen. Der Banyan. Humussammelnde Orchideen. Farne mit Sammeltrichtern und mit Nischenblättern. Bromeliaceen. Wasseraufnahme durch die Blätter. Beleuchtung der Epiphyten. Epiphyllen. Vertheilung der Epiphyten auf demselben Baume. — 5. Die Knospen. Unbeschützte Knospen. Schutzmittel activer Knospen. Das Ausschütten des Laubes. Hängeblätter und Hängezweige. Blüthenknospen unter Wasser. Blüthenknospen mit Wasserkelchen. — § 6. Cauliflorie. Stamm- und Astcauliflorie. Unbelaubte fertile Zweige. — § 7. Saprophyten und Parasiten. Chlorophyllfreie Orchideen. Burmanniaceen, Triuridaceen, Gentianaceen. Loranthaceen. Balanophoraceen. Rafflesia.

1. Verbreitung des tropischen Regenwaldes.

Auf seiner Karte der zeitlichen Vertheilung der Niederschläge theilt Hann die tropische Zone in Gebiete mit Trockenzeit, bezw. mit Monaten, deren normale Regenhäufigkeit unter 0.20 (= 6 Regentage im Monat) sinkt und in solche ohne eigentliche Trockenzeit ein. Letztere werden gewöhnlich als immerfeuchte bezeichnet. Doch sind auch in ihnen die Niederschläge nicht gleichmässig auf das ganze Jahr, sondern

auf regenreichere und regenärmere Perioden vertheilt, deren Abwechselung nicht ohne Einfluss auf die Vegetation bleibt, sondern sich, wie im vorhergehenden Capitel gezeigt wurde, namentlich in den Blüthezeiten häufig bemerkbar macht. Im Grossen und Ganzen ist die Vegetation der immerfeuchten Gebiete vor derjenigen der periodisch trockenen wohl gekennzeichnet: Die ersteren sind da, wo von der Cultur unberührt, beinahe stets von immergrünem Regenwalde, letztere von laubabwerfenden Gehölzen und von Savannen bedeckt. Sind die Niederschläge auch in der Regenzeit sehr spärlich, so wird der Charakter der Vegetation wüstenartig.

Hann's tropische Gebiete ohne Trockenzeit umfassen in ost-westlicher Richtung, 1. In Australien, Neu-Guinea mit den benachbarten Archipelen (Bismarck- und Salomons-Inseln) und die meisten pacifischen Inseln. 2. In Asien, die Philippinen, die Molukken (zum grössten Theile), Westjava, Celebes, Borneo, Sumatra, die Süd-Spitze von Malakka. 3. In Afrika, die Mascarenen, Ost-Madagascar, Zanzibar mit der benachbarten Festlandküste, das Gebiet der grossen afrikanischen Seen. 4. In Amerika, das brasilianische Küstenland südlich vom 15° S. B., der nördliche Theil des Amazonasbeckens, Guiana, die kleinen Antillen (zum grösseren Theile), die Ostküste von Central-Amerika.

Im allgemeinen fallen die Grenzen des eben bezeichneten Gebiets mit denjenigen des tropischen Regenwalds zusammen. Derselbe überzieht, wo er nicht durch die Cultur ausgerodet ist, die Tiefländer, und zieht sich in das Hochland soweit hinauf, als das tropische Klima reicht. Stellenweise überschreitet der tropische Regenwald sowohl in horizontaler als in verticaler Richtung um ein weniges die Grenzen des eigentlichen Tropenklima. Ausserdem befindet er sich im Bereich der Gebiete mit ausgeprägten Trockenzeiten, meist in die Feuchtigkeit condensirenden Gebirgen, in engbegrenzten Gegenden, wo das Klima immerfeucht ist und das Auftreten des Regenwaldes bedingt, so am östlichen Himalaya und in Birmah, an den westlichen Abhängen der Nilgherries in West-Ceylon, in Kamerun, an der Ostküste des tropischen Australiens.

Ein ähnlicher, jedoch meist weniger üppiger, immergrüner Wald tritt häufig, aber nicht überall, längs der Flüsse der periodisch trockenen Gebiete auf. Solche „Galleriewälder“ sind, wie früher gezeigt, von den Hydrometeoren unabhängig und werden im Abschnitt über edaphische Wirkungen Berücksichtigung finden.

2. Allgemeiner Charakter des tropischen Regenwaldes.

§ 1. **Das Aeussere des Waldes.** Betrachtet man den Regenwald von Aussen, z. B. von einem an bewaldeter Küste fahrenden Schiffe

oder vom Gipfel einer in bewaldeter Gegend sich erhebenden Höhe, so fallen schon manche Unterschiede gegenüber den Wäldern der temperirten Zonen in die Augen. Die Oberfläche zeigt nie gleichmässige Färbung, sondern stellt ein reich gegliedertes Mosaik dar, in welchem die ganze Scala der grünen Schattirungen vertreten ist, unter diesen am wenigsten das frische Grün etwa des Buchenwaldes im Frühsommer, während gelbliche, bräunliche, graue, olivenähnliche Töne ein etwas düsteres, unendlich nüancirtes Farbenbild zusammenstellen. Hie und da leuchtet auf dem nüchternen Grunde der helle Fleck einer



Fig. 131. Profil des tropischen Regenwaldes bei Blumenau, Brasilien. Die Palme ist Euterpe edulis. Nach einer Photographie von Herrn Prof. Dr. H. Schenck.

blühenden Baumkrone auf. Als ich mich im Winter der Küste von Trinidad näherte, glichen die blühenden Erythrinen einzelnen Feuern im dunkelen Walde. In ähnlicher Weise konnte ich auf Java in weiter Ferne den Puspabaum (Gordonia Wallichii) an seinem schneeweissen Kleide erkennen. Der Eingeborene vermag aber schon am Farbentone ihres Laubes werthvolle Bäume im reich gemusterten Teppich der Waldoberfläche zu erkennen. So suchen die Cascarilleros der Anden einen erhabenen Punkt aus, um die Standorte der im Walde zerstreuten Chinabäume festzustellen.

Auch die Profilansicht des tropischen Regenwaldes weicht von

derjenigen eines deutschen Laubwaldes wesentlich ab; sie ist nicht, wie hier, nach oben von einer nahezu ebenen Linie begrenzt, sondern unregelmässig zackig, gleichsam unruhig. Im natürlichen Zustande, z. B. an den Ufern der Wasserläufe, sind solche Waldprofile mit dem reichen Laube von Lianen und Epiphyten so behangen, dass die Stämme gar nicht zum Vorschein kommen und auch die Kronen sich überschleiert zeigen. An künstlichen Profilen, wie sie bei der Ausrodung des Waldes entstehen, fällt die grosse Mannigfaltigkeit der Baumstämme, das regellose Gewirr der Lianen, das Wechselnde in den Formen der Laubkronen drastisch in die Augen.

§ 2. **Das Innere des Waldes.** Das Bild, welches das Innere des Regenwaldes bietet, ist je nach dem Einzelfalle sehr verschieden. Manche Wälder stellen vom Boden bis zu den Gipfeln der Bäume eine dichte Laubmasse dar, in welcher man sich nur mühsam mit dem Waldmesser einen Weg bahnt; andere sind dunkele Säulenhallen, welche nach allen Richtungen freie Bewegung und freien Ausblick gewähren, wo nur einige Farngewächse auf dem Boden und den Baumstämmen die Monotonie brauner Farben hie und da unterbrechen. Selbstverständlich sind solche extreme Formen durch Uebergänge verbunden.

Der dichte Regenwald mit sehr reichem Unterholze scheint, wenigstens nach meinen Beobachtungen, der häufigere zu sein; ich habe ihn auf allen meinen tropischen Zügen weite Flächen einnehmen sehen. Den lichten Säulenwald kenne ich namentlich aus den Gebirgen Dominicas, wo er hauptsächlich von einem Canarium gebildet ist, in weniger reiner Form, mit vielen Baumfarnen, aus Trinidad. Kurz beschreibt ähnliche offene Wälder für Pegu. Die Bäume in denselben scheinen weniger mannigfaltig zu sein als in den geschlossenen Wäldern.

Im Innern des Waldes wird der Botaniker zunächst versuchen, sich über dessen systematische Zusammensetzung einige Aufklärung zu verschaffen. In Bezug auf die grossen, das Oberholz bildenden Bäume ist dieses in der Regel vergebliche Mühe. Nur das Fällen des Baumes kann zum Ziele führen, und dieses ist mit noch weit grösseren Schwierigkeiten verbunden als bei uns, da die Bäume durch das Lianengewirr zusammenhängen. Es führt auch nicht immer zu entscheidendem Resultate, da nicht alle Bäume schon nach ihrem Laube hinreichend charakterisirt sind, und viele nur selten oder nur auf kurze Zeit blühen. Von dem Herunterreissen von Zweigen habe ich nur äusserst selten ein brauchbares Ergebniss erzielen sehen.

Das Geschrei von Papageischaaren wird manchmal die Bäume mit reifen Beeren, namentlich Feigenbäume kennzeichnen, und dann wird Suchen auf dem Boden in der Regel zur Entdeckung einiger Früchte führen. Gelegentlich ist das dem einzelnen Baum entsprechende

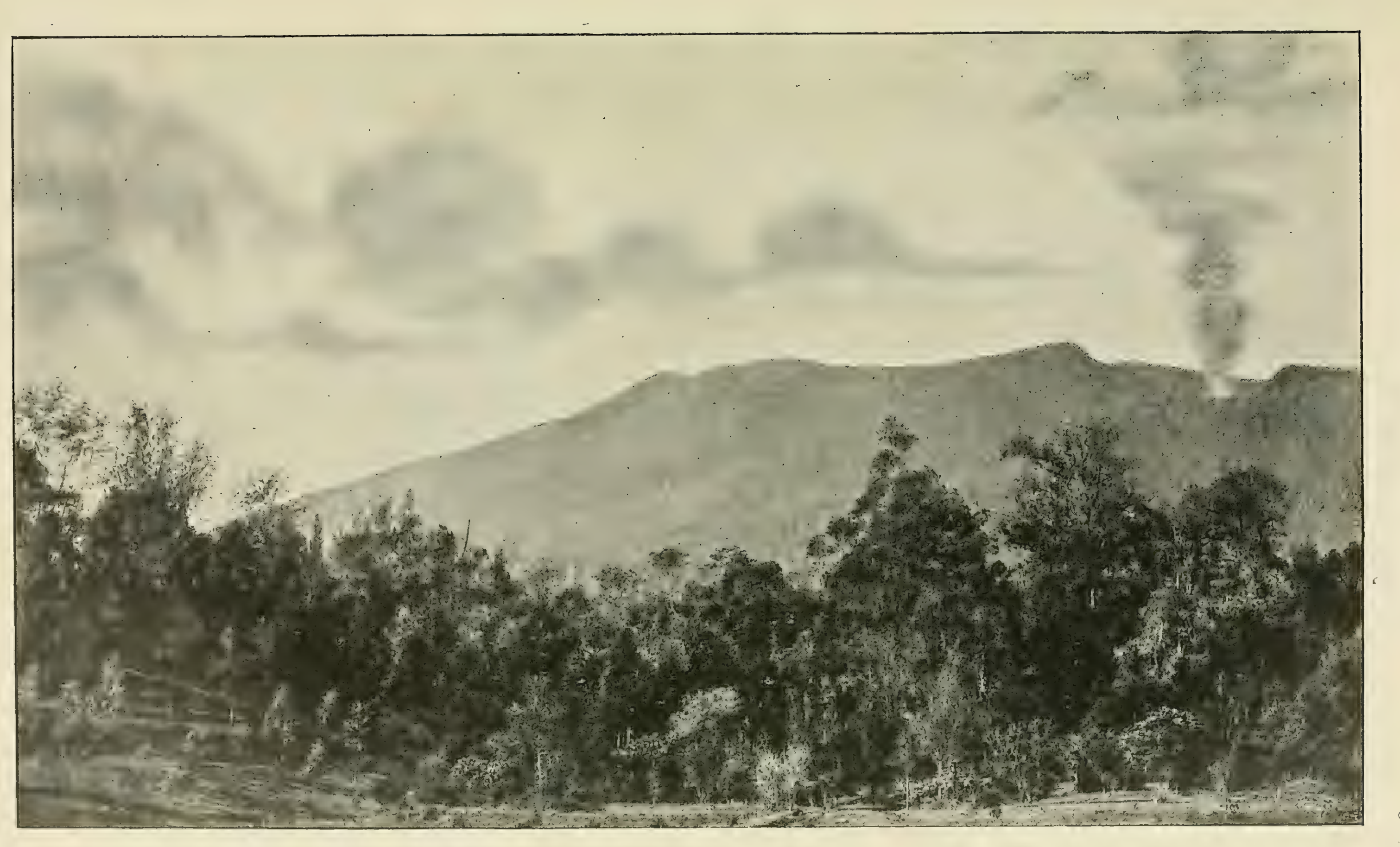


Fig. 132. Profil des tropischen Regenwaldes. Java, hinter dem botanischen Garten zu Tjibodas, der im Vordergrund sichtbar. Nach einer Photographie.

Bodenareal ziemlich reich mit herabgefallenen oder herabgeworfenen Früchten bedeckt, z. B. mit den Beeren von Myrtaceen und Meliaceen, mit den leicht kenntlichen Samen einer Myristica. In anderen Fällen findet man Corollen oder Blumenblätter. Stets muss man jedoch der Möglichkeit eingedenk bleiben, dass solche Früchte und Blüthen von Epiphyten oder Lianen herrühren. Zweifel sind bei den caulifloren Arten allerdings nicht möglich; dieselben bilden aber die Ausnahme, namentlich unter den grossen Bäumen.

Wohl zeigt die Rinde der meisten Bäume viel charakteristisches. Hier ist sie glatt, dort rissig; bei vielen Myrtaceen löst sich die Borke in dünnen Tafeln oder Blättern ab, bei gewissen Leguminosen ist die Oberfläche grün; in anderen Fällen ist sie mit Dornen oder mit Korkwarzen bewehrt, oder sie entlässt bei der Verwundung Milchsäfte oder Harze. Genaue Untersuchung solcher Merkmale könnte sicher weit auf dem Wege der Bestimmung führen. Das zeigt schon der Umstand, dass die Eingeborenen vielfach die einzelnen Baumarten, nach ihren vom Waldboden aus erkennbaren Eigenthümlichkeiten, zu welchen ausser der Rinde noch die Dicke des Stammes, das etwaige, nachher zu besprechende Plankengerüst, zuweilen die Verzweigung gehören, mit Sicherheit bestimmen. Bestimmungstabellen nach solchen, allerdings vielfach sehr schwer zu schildernden Merkmalen würden von ungeheuerem Nutzen sein.

Auch die meisten Lianen, die holzigen Kletterpflanzen, welche in jedem tropischen Urwalde meist massenhaft auftreten, entziehen ihre Laubkrone dem Blicke des an den Boden gebundenen Forschers, und der Versuch, sie herunterzuziehen, ist in der Regel ebenso vergeblich, wie das Abhauen. Hier zeigt aber der anatomische Bau des Stammes so viel eigenthümliches, dass die Bestimmung wenigstens der Gattung, dank den ausgezeichneten Arbeiten Radlkofer's, Bureau's, Schenck's,[1] möglich ist.

Um sich eine Vorstellung von der systematischen Zusammensetzung des Oberholzes zu bilden, ist der Botaniker, auch wenn er den Urwald schon häufig durchstreift und durchsucht hat, auf die Florenwerke angewiesen, welche, hauptsächlich auf Grund der Sammlungen von Eingeborenen bearbeitet, meist nur sehr unvollständiges Material bringen; weit brauchbarer sind die Aufzeichnungen der Forstbotaniker, welche leider für das tropische Amerika und Afrika noch ganz fehlen. Quellen für die systematische Zusammensetzung der vorder- und hinterindischen Wälder sind namentlich die Werke von Brandis, Kurz, Koorders und Valeton. Verhältnissmässig leicht ist es, sich von der systematischen Zusammensetzung des Unterholzes, — zunächst abgesehen von den Lianen und der Krautflora — die nöthigen Kenntnisse, ohne welche Arbeiten über die Physiologie des Urwalds werthlos sind, zu verschaffen.

[1]) Vgl. S. 211.

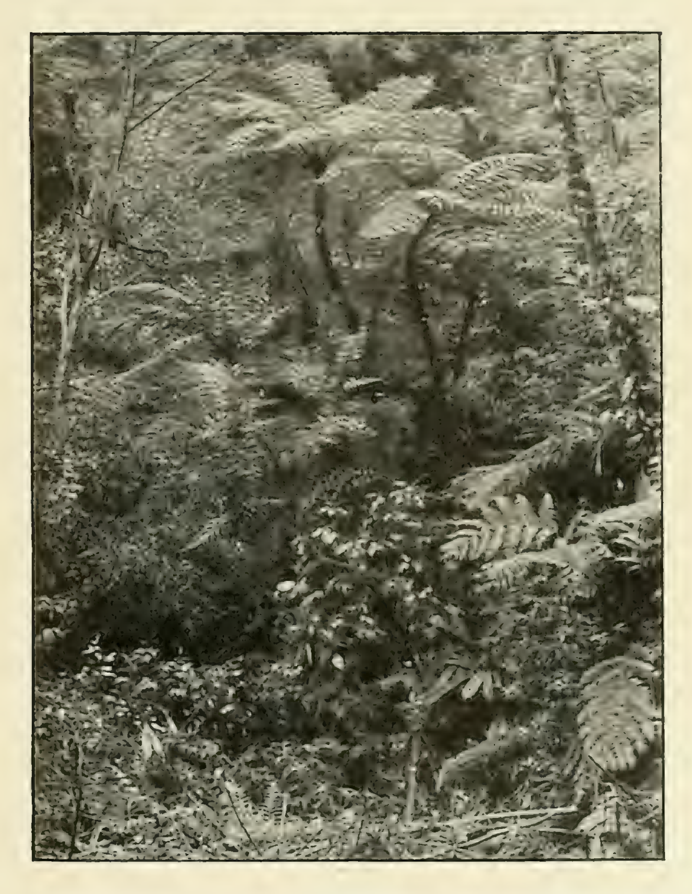


Fig. 133. Aus dem südmexikanischen Regenwalde: Unterholz mit Baumfarnen.
Nach einer Photographie von Herrn Dr. G. Karsten.

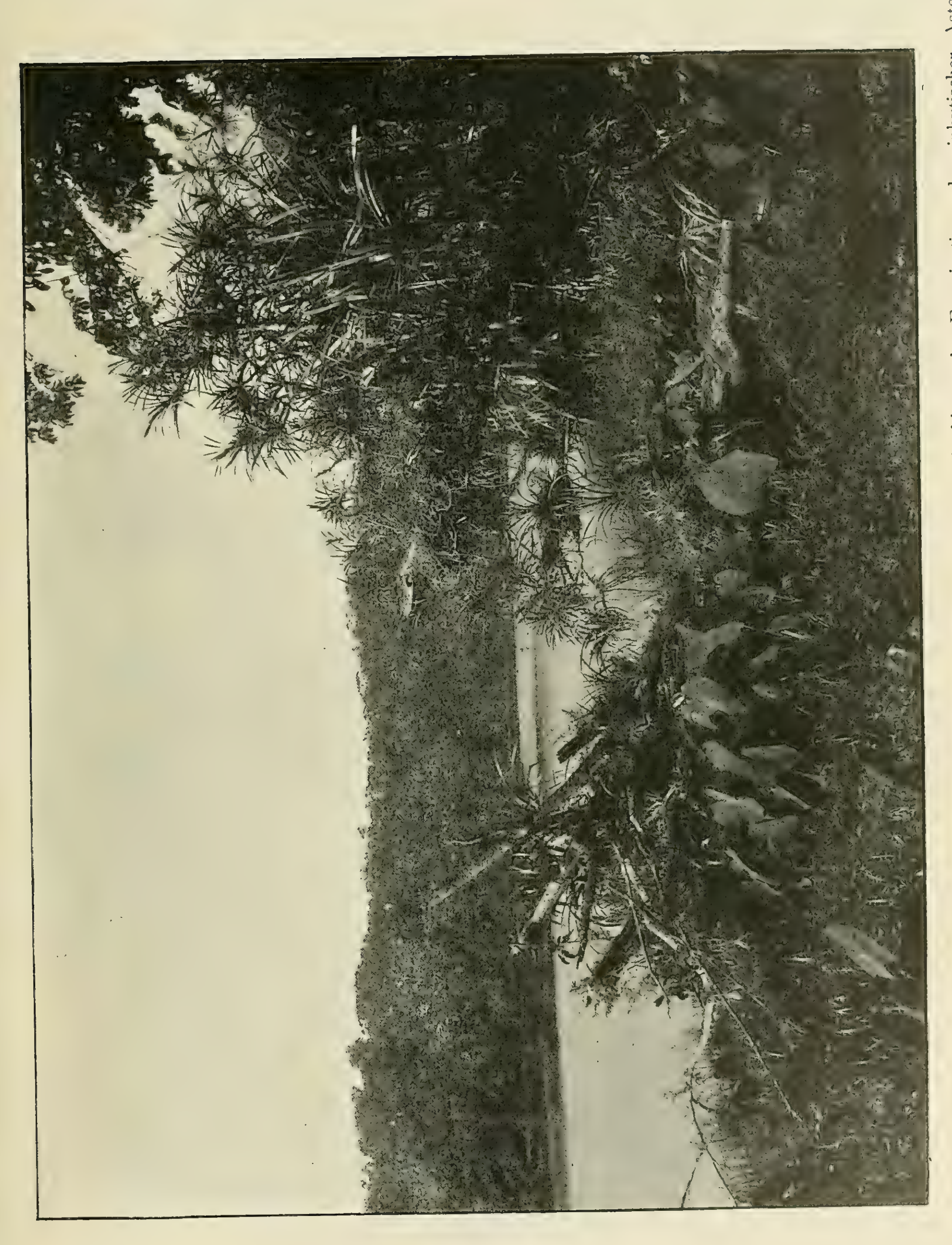


Fig. 134. Aus dem Regenwalde von Samoa. Im Vordergrund: Gefällte Waldbäume mit kletternder Freycinetia und epiphytischer Astelia. Auf dem feuchten Boden Colocasia sp. Im Hintergrund, auf dem anderen Seeufer, Urwald. 300 m ü. M. Nach einer Photographie.

Nicht bloss ist die Mannigfaltigkeit des Laubes viel grösser als bei uns, sondern eine Menge von Arten tragen Monate, wenn nicht das ganze Jahr hindurch, Blüthen und Früchte, allerdings häufig in nur geringer Anzahl. Beim ersten Blicke werden in feuchten, kühlen Wäldern die Baumfarne auffallen, welche, wie die Farne überhaupt, mit den vorliegenden Herbarien leicht bestimmt werden können. Kleine Palmen, in Brasilien, z. B. Arten von Geonoma, in Java solche von Pinanga werden selten fehlen. Hier und dort zeigen sich Dickichte von Bambusen, oder von Kletterfarnen (Lygodium), oder von kletternden Selaginellen. Die Hauptmasse des Unterholzes und Gesträuches ist jedoch von Dicotylen gebildet. Selten werden im letzteren die Urticaceen vermisst, z. B. Arten von Boehmeria, in Asien auch solche von Laportea, an der Form ihrer Blätter, an ihrer Behaarung, auch im sterilen Zustande leicht kenntlich. In ihrer Gesellschaft wird man strauchige Piperaceen finden, namentlich Arten von Artanthe, Ottonia mit knotigen Stengeln und aufrechten, weissen, kerzenartigen Blüthenkolben, sowie die mannigfachen unscheinbar blühenden Croton-Arten mit ihren unterwärts schuppigen Blättern. Weniger massenhaft, aber äusserst charakteristisch sind die Araliaceen, mit ihren Rosetten grosser Blätter auf einfachem oder schwach verzweigtem Stamm.

Sind die erwähnten Strauch- und Zwergbaumtypen meist mit unscheinbaren Blüthen versehen, so prangt, namentlich im tropischen Amerika, eine Fülle von Melastomaceen in unvergleichlicher Blüthenpracht. Die verschiedenartigsten Rubiaceen (Pavetta, Psychotria-Arten u. s. w.) tragen ihre schönen straussigen Blüthenstände corallenrother oder weisser Blüthen vielfach an in der gleichen Farbe glänzenden Axentheilen. Ist ein Kelchblatt gross oder blutroth gefärbt, so liegt eine Mussaenda (Asien) oder Warszewiczia (Amerika) vor. Gewisse Rubiaceen der javanischen Wälder haben einen höchst abstossenden, aber charakteristischen, excrementellen Geruch (Lysianthus purpureus etc.). Unter den Sträuchern oder kleinen Bäumen wird man ferner, in Amerika, leicht in blühenden Exemplaren Vochysiaceen, Malvaceen (Abutilon), Samydaceen (Casearia), Mutisiaceen (Stifftia), Solanaceen, Mimosaceen (Inga, Calliandra), die prächtigen Brownea-Arten (Caesalpiniaceen) mit ihren hochrothen, caulifloren Blüthensträussen finden. Im tropischen Ostasien wiederum werden, ausser den schon erwähnten Typen, namentlich Anonaceen, Ternstroemiaceen (Saurauja etc.), Myrsineen (Ardisia etc.) durch ihre Blüthen auffallen und mit Hülfe derselben leicht bestimmbar sein. Beinahe stets treten allerdings solche reich und schön blühende Arten gegenüber den spärlich oder unscheinbar (Urticaceen, Piperaceen, Euphorbiaceen etc.) blühenden sehr zurück. Auch wird man, namentlich auf der Höhe der Regenzeit sehr viele Sträucher und kleine Bäume ohne Blüthen und Früchte finden.



Fig. 135 u. 136. Bodenvegetation im südmexikanischen Regenwalde. Oben: In der Mitte eine Rubiacee mit bunten Sammetblättern. Rechts und links Scitamineen. Unten: In der Mitte Begonia sp. n. Nach einer Photographie von Herrn Dr. G. Karsten.

Die krautige Vegetation ist in den dunkelsten Urwaldpartien sehr schwach entwickelt, in den helleren dagegen manchmal von erstaunlicher Ueppigkeit. Ihre hervorragendsten Vertreter, sowohl was die Dimensionen, als die grossen, lebhaft gefärbten Blüthenstände und häufig das massenhafte Vorkommen betrifft, sind wohl die Scitamineen. Auf den kleinen Antillen sah ich vielfach übermannshohe Heliconien (H. Bihai, H. caribaea etc.) (Fig. 178), mit ihren langgestielten Blättern, zwischen welchen die grossen Blüthenstände, mit zweizeilig geordneten rothen, kahnförmigen Bracteen hervorragen, üppige Dickichte bildend. Noch auffallender und jedenfalls mannigfacher in ihrer Erscheinung sind, in Ostindien, die in mehreren Gattungen (Elettaria, Hedychium, Zingiber, Costus, Alpinia etc.) und zahlreichen Arten kleine Wälder im Hochwalde bildenden Zingiberaceen. So sieht man in den Wäldern Java's häufig dichte, weit übermannshohe Bestände solcher Zingiberaceen, deren steife, zweizeilig beblätterte Sprosse keine andere Vegetation zwischen sich aufkommen lassen, während gleich leuchtend rothen Kohlköpfen (z. B. Costus globosus, Elettaria-Arten) oder als feuerfarbige Sterne (z. B. Elettaria coccinea) die wunderbaren Blüthenstände dem nackten Boden mit breiter Basis aufsitzen.

Es ist im tropischen Urwald überhaupt eine häufige Erscheinung, dass ein weites Terrain wesentlich von demselben krautartigen Gewächs, bei Ausschluss eines jeden Anderen, eingenommen ist, so dass in der krautigen Vegetation weit grössere Gleichförmigkeit herrscht, als in der holzigen. So sah ich in den Wäldern Ceylon's und Java's gewisse Arten der Acanthaceengattung Strobilanthus auf ungeheuren Strecken die krautige Vegetation für sich allein bilden, und mit ihren saftigen brüchigen Stengeln zartbelaubte Gebüsche bilden, welche den Menschen weit überragen. Noch viele andere Kräuter sah ich gesellig auftreten, wenn auch nicht in so grossen Beständen, so z. B. Arten von Impatiens, Cyrtandra, Elatostema, Selaginella etc. Gräser treten im tropischen Urwalde ganz zurück.

Unter den mehr vereinzelt auftretenden, jedoch selten fehlenden Kräutern des Regenwaldes seien noch die Begonien (Fig. 136) erwähnt, die sowohl in Amerika, wie in Asien, theils niedrig und aufrecht, theils an Baumstämmen und Felsen ziemlich hoch emporkletternd, grosse Mannigfaltigkeit ihrer Formen aufweisen, ferner die Araceen des Bodens, mit ihren oft an Schlangen erinnernden bunten Blattstielen, endlich, als seltenere Erscheinungen, die parasitischen Balanophoren, die saprophytischen Orchideen und Burmanniaceen etc.

Die Baumstämme sind von einem reichen Flor der verschiedenartigsten Lianen und Epiphyten, auf welche nachher in's Einzelne zurückgekommen werden soll, bedeckt. Die verschiedensten Formen, oft durch grosse Laubflächen oder prächtige Blüthen ausgezeichnet, bilden diese oberirdischen Gärten.

Suchen wir in der Flucht der Urwaldbilder das gemeinsame festzuhalten, so fällt in erster Linie das Streben nach Licht in die Augen und die Möglichkeit, diesem Streben beinahe ungehindert zu folgen, ist in der grossen, immerdauernden Feuchtigkeit gegeben.

Der Kampf ums Licht herrscht allerdings in den Wäldern aller Zonen. Ueberall treibt er die Vegetation aus der schattigen Tiefe in die Höhe, aber dieser Wettkampf ist nirgends so ausgeprägt als in den immergrünen Wäldern tropischer Gebiete, mit ihren schlanken Stämmen, deren aufrechte, schwach verzweigte Aeste so begehrlich nach dem Lichte streben und gleichzeitig eine Fülle von Gästen mit an das Licht fördern, wie Lianen, deren schwache Stämme sich am Baumgerüst festklammern, Epiphyten, welche im Geäste keimen und sich so von Anfang an im Besitze der ihnen zusagenden Beleuchtung befinden.

In der epiphytischen Vegetation ist das Streben nach Licht am vollkommensten befriedigt, überzieht dieselbe doch, mit ihren oft stattlichen, sogar baumartigen Formen, das Geäst des Wirthsbaums bis zu seinen äussersten Enden, sogar die Blätter nicht verschonend, auf welchen nicht nur Moose und Algen wachsen, sondern gelegentlich sogar blühende Orchideen gefunden werden.

In den Epiphyten zeigt sich aber auch der Kampf um's Licht am meisten ausgeprägt und verursacht grosse Verwüstungen. Häufig hört man im Urwald den Baumast krachend brechen unter der Last des zu üppig gewordenen atmosphärischen Gartens, und vielen früher stattlichen Bäumen dienen die zum Hohlcylinder verwachsenen Wurzelgerüste der epiphytischen Feigen oder Clusien als lebende Särge, in welchen sie allmählich vermodern.

Während das Bedürfniss nach Licht die Vegetation in die Höhe treibt, zieht sie dasjenige nach Feuchtigkeit nach unten. Bei abnehmender Feuchtigkeit werden die Gestalten der Holzgewächse massiv, die Laubkronen dichter, die Laubblätter kleiner und sämmtliche Gewächse, mit Ausnahme genügsamer Moose und Flechten, bleiben an den Boden gebunden. Die grosse Feuchtigkeit ist der physiologische Factor alles Charakteristischen in der Plastik des tropischen Regenwaldes.

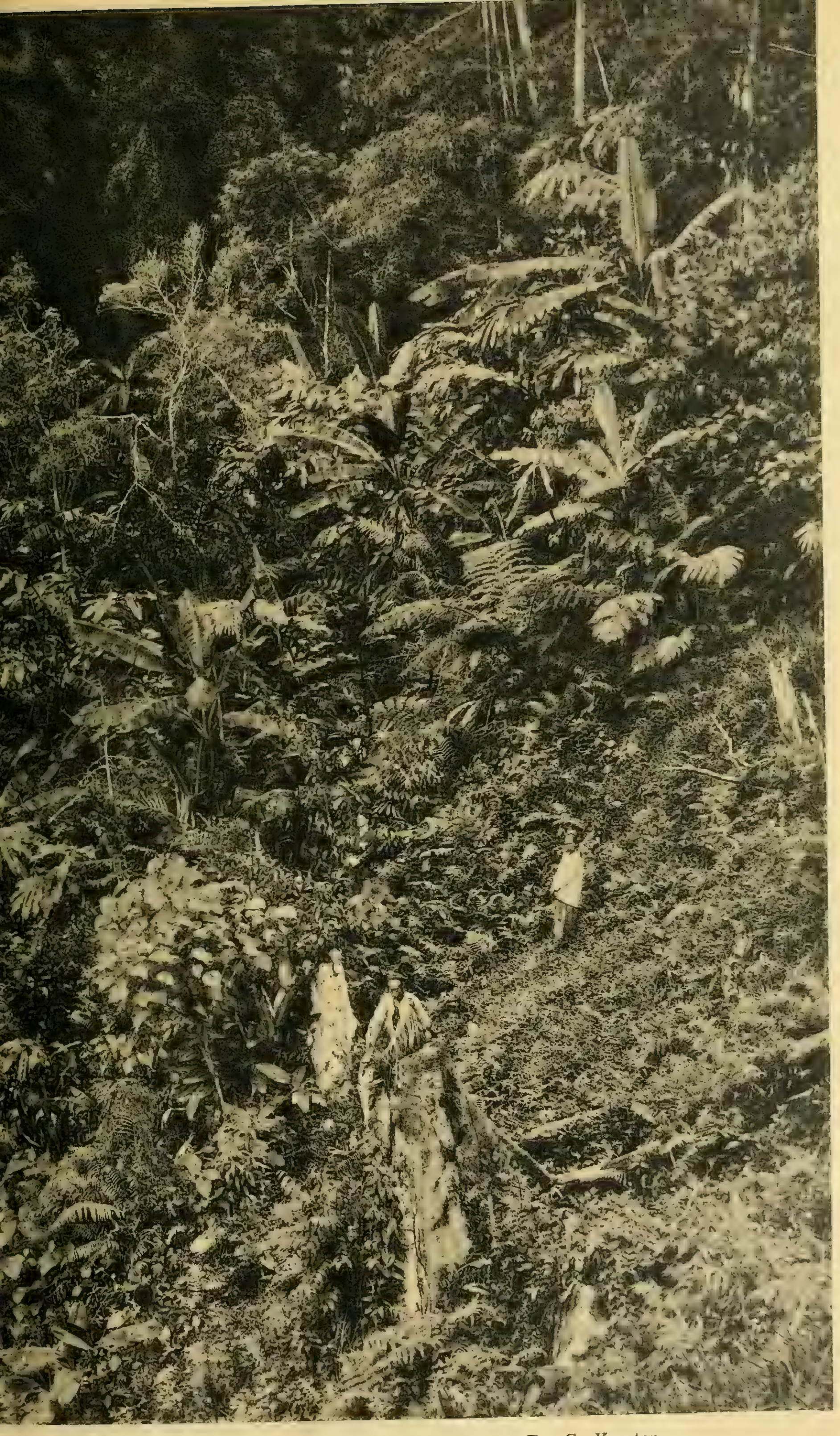
Thatsächlich sind alle Regenwaldgebiete im Besitze nicht bloss von Niederschlägen zu allen Jahreszeiten, sondern auch sehr grosser Regenmengen. Letztere betragen in den klimatischen Regenwaldgebieten mindestens 200 cm jährlich, häufig aber bedeutend mehr. 300—400 cm sind keineswegs selten. Die Feuchtigkeit der Luft ist entsprechend gross. Sie fällt selten beträchtlich unter 80 % und nähert sich in den Nacht- und Frühmorgenstunden der vollkommenen Sättigung.

G. Haberlandt stellte einige Beobachtungen über die Luftfeuchtigkeit am Rande des Urwaldes bei Tjibodas an. Danach betrug dieselbe daselbst auch



Fig. 137. Ausgerodete Waldpartie am Rand des tropischen Regenwalde

Verlag von Gustav Fischer, Jena.



…em Gedeh, West-Java. Nach einer Photographie des Herrn Dr. G. Karsten.

Reproduktion von J. B. Obernetter, München.



[illegible] Nach einer Photographie des Herrn Dr. G. Karsten.

Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Reproduktion von J. B. Obernetter, München.

in den hellen Vormittagsstunden 80—90 %, Morgens um 7 h. und in den Nachmittagsstunden stets 97—99 %. Die geringste relative Feuchtigkeit habe ich am 12. Februar Mittags 12 h. bei heiterem Himmel beobachtet: sie betrug 79 %. Im Walde selbst ist die Feuchtigkeit natürlich noch grösser; da wird sie wohl wochenlang nicht unter 90 % herabsinken[1]).

§ 3. **Der tropische Regenwald in Asien.** Besser als allgemeine Betrachtungen dürfte die Schilderung einer Excursion im tropischen Urwalde eine Vorstellung von dem allgemeinen Charakter eines solchen geben. Ich entnehme aus meinen Reisenotizen folgende an Ort und Stelle entnommene Skizze eines Urwaldes am Gedeh, auf Java, gelegentlich unter Hinweis auf die Wälder des benachbarten Salak[1]) (Fig. 137).

Im Vergleich zum mitteleuropäischen Walde ist das Bild ein solches erstaunlicher Ueppigkeit, aber auch wirrer Unordnung. Die Bäume haben sehr ungleiche Stammdicke, die Stämme sind zum Theil an der Basis durch Brettergerüste gestützt, Lianen, deren Stämme selten mehr als Faustdicke besitzen, durchziehen in wirren schlangenähnlichen Windungen die Luft. Das Dickicht grossblätteriger, oft buntblühender Sträucher zwischen den Bäumen ist manchmal durch Lücken unterbrochen, welche von sehr saftigen, oft über manneshohen Kräutern behauptet sind. Was beim ersten Blicke die Physiognomie dieses Waldes von derjenigen eines europäischen oder nordamerikanischen auszeichnet, ist die Ausfüllung des Raumes mit Laub und das erdrückende Vorherrschen der grünen Farbe.

Die Oberfläche der Baumstämme ist beinahe ganz unter einer grünen Pflanzenhülle verborgen. Solche wird stellenweise vornehmlich von Freycinetia insignis gebildet, einer epheuartig kletternden Pandanacee, deren in eleganten Festonen herabhängende, von schlaffen bandartigen Blättern dicht besetzte Zweige bis in das Innere der Baumkrone hinein reichen. Von den Baumästen hängen die zwei oder drei Meter langen Schweife von Lycopodium Phlegmaria, Psilotum flaccidum, und anderen Lycopodiaceen (Fig. 138) mit den kammartig zerschlitzten Bändern einer Nephrolepis herab; ihnen gesellen sich eine Fülle kleinerer Farngewächse zu. Die Oberseite der Aeste ist ein atmosphärischer Blumengarten, wo inmitten eines kurzen Rasens kleiner Orchideen, kriechender Peperomien und Farne, scharlachroth blühender Aeschynanthus-Arten, strauchige Medinilla-Arten mit rosenrothen Blüthenrispen sich erheben. Auf dem Gipfel der höchsten Bäume prangt manchmal Rhododendron javanicum, in der Ferne als feuerrother Blumenstrauss weit sichtbar, innerhalb des Urwalds aber nur durch herabgefallene Corollen verrathen. In höheren Regionen wird dieses prächtige Gewächs häufiger und ist dann weniger an die Baumwipfel gebunden.

---

[1]) l. c. S. 792.

[2]) Der betreffende Gedehwald befindet sich bereits in kühlerer Region, bei ca. 1500 m, doch hat er noch sein tropisches Gepräge.



Fig. 138. Epiphytische, von Baumästen herabhängende Lycopodiaceen des tropischen Regenwaldes am Gedeh. *1* Psilotum flaccidum. *2* Lycopodium nummulariaefolium. *3* Lycopod. Phlegmaria. *a*, *b*, *c* nat. Gr.

Auf manchen Strecken ist es nicht Freycinetia, sondern das noch weit auffallendere Asplenium nidus (Fig. 139), welches das innere Waldgepräge in erster Linie bedingt. An allen Baumstämmen, den dicken wie den dünnen, sogar an den Lianen sind seine Riesentrichter reihenweise übereinander befestigt. Sie füllen alle Zwischenräume aus, sie beherrschen die ganze Landschaft, sie sind die wahren Sieger im Kampfe ums Dasein, und der übrigen Vegetation scheint keine andere Bedeutung mehr zuzukommen, als den Trichtern als Träger zu dienen und sie mit



Fig. 139. Asplenium nidus im Botanischen Garten zu Buitenzorg. Stark verkleinert. Nach einer Photographie des Herrn Dr. Treub.

todten Blättern auszufüllen, — bis die Baumstämme unter ihrem Gewichte zusammenbrechen oder, was häufiger eintritt, an gestörtem Stoffwechsel zu Grunde gehen.

Noch viele andere Pflanzentypen siedeln sich auf der Baumrinde an. Die Basis des Stammes ist von grösseren Epiphyten frei, dagegen von einem Schleier zarter Hymenophyllaceen umhüllt. Vaccinium lucidum entwickelt aus knolligem Stamme seine buchsähnlichen, kleinblüthigen Zweige; Ficus diversifolia lockt den Blick durch ihre unterseits ocker-

gelben Blätter und ihre lebhaft gelben erbsengrossen Feigen. An vielen anderen Punkten Java's, jedoch stets auf tieferem Niveau, sind den Stämmen und dickeren Aesten vielfach die rübenartig angeschwollenen Sprosse der berühmten Ameisenpflanzen, Myrmecodia und Hydnophytum, (Fig. 85 u. 86) befestigt. Moose und Flechten sind in solchen tiefgelegenen Wäldern als Epiphyten schwach entwickelt; ihre eigentliche Heimath ist die höher gelegene kühle Region der Nebel.

Gegen das Grün treten die anderen Farben stark zurück. Der tropische Regenwald ist jedoch keineswegs so arm an schön blühenden Gewächsen, wie es gewöhnlich behauptet wird, wohl im Anschluss an Wallace, welcher wahrscheinlich die englische Wiese im Auge hatte und nicht den Wald mit dem Walde verglich. Der Tropenwald ist im Allgemeinen eher farbenreicher als der europäische Wald, namentlich in Amerika, wo die so mannigfachen und so massenhaft auftretenden epiphytischen Bromeliaceen häufig mit lebhaft gefärbten Blüthen, Früchten oder Hochblättern versehen sind.

Als schön blühende Gewächse des japanischen Waldes wurden bereits Rhododendron javanicum und die Medinilla-Arten erwähnt. Manche Sträucher des Bodens verdienen dieselbe Bezeichnung, so namentlich Pavetta-Arten, mit corallenrothen Doldenrispen, die stellenweise am Salak recht häufig sind. Allgemeiner sind die ebenfalls zu den Rubiaceen gehörigen Mussaenda-Arten, bei welchen eines der Kelchblätter zu einem grossen blendendweissen Blatte sich entwickelt, während die kleinen Corollen in sattem Orangengelb prangen. Schön blühend ist in höchstem Grade Dichroa Cyanites, mit ihren herrlichen himmelblauen und schneeweissen Blüthenständen und die eher als kleine Bäume, denn als Sträucher zu bezeichnenden Saurauja-Arten (Ternstroemiaceen) erinnern in ihrem zarten Blüthenflor an unsere Kirschbäume. Die zahlreichen Melastomaceen fallen auf Java meist mehr durch eigenartiges Laub als durch schöne Blüthen auf, welche mit Ausnahme von Medinilla, in Farbenglanz und Grösse den tropisch-amerikanischen Arten weit nachstehen. Ziemlich unscheinbar sind in den tiefer gelegenen Wäldern auch die Ardisia-Arten (A. semidentata, polyneura etc.), während die so richtig benannte Ardisia decus montis eine Hauptzierde des höher liegenden temperirten Regenwaldes bildet. (Vgl. d. Abschnitt IV.)

Die Rubus-Arten (R. glomeratus, chrysophyllus, alceaefolius) fallen mehr durch die Schönheit des Laubes als der Blüthen auf; sie treten übrigens erst in höher gelegenen Wäldern als wesentliche Bestandtheile der Vegetation auf. Die ganz unscheinbar blühenden Bäumchen und Sträucher sind daneben, sowohl der Zahl der Arten, wie der Individuen nach, sehr stark entwickelt. Dahin gehören Vertreter der Urticaceen, mit lockeren, hängenden, grünlichen Blüthenständen (Boehmeria- und

Laportea-Arten), Piper-Arten, mit aufrechten, kerzenartigen Blüthenständen, Euphorbiaceen (Croton-, Phyllanthus-Arten), Lasianthus purpureus mit kleinen violetten Blüthen. Endlich seien als wesentliche Bestandtheile der holzigen Schattenvegetation noch erwähnt kleine Palmen (Pinanga), Pandanus furcatus und zahlreiche Baumfarne.

Die krautige Vegetation zeigt einen erstaunlichen Formenreichthum. Ihre vornehmsten Bestandtheile sind die gesellig wachsenden Zingiberaceen, deren Haine bereits erwähnt wurden. Vereinzelt zeigt sich hier und dort eine stattliche, nicht blühende Musa. Weite Strecken sind von einem dichtstehenden Strobilanthusgebüsch (Acanthaceae) bedeckt, dessen durchsichtige Stengel beim Durchgehen glasartig zerbrechen und dessen zartes Laub von ziemlich grossen hellrothen Blüthen geschmückt ist. Anderwärts ist die krautige Vegetation kaum kniehoch und wesentlich von Cyrtandra nemorosa und Elatostema-Arten gebildet; auf der sattgrünen ebenen Fläche erheben sich vereinzelte höhere Kräuter, so die grossblätterige Begonia robusta, die mehr durch ihre kobaltblauen Beeren als durch ihre weissen Inflorescenzen auffallende Pollia thyrsiflora, in der Blüthen- und seltenen Fruchtfarbe mit der vorgenannten übereinstimmende Dianella montana, Disporum multiflorum, mit hängenden, violetten Blüthenglocken, Polygala venenosa mit grossen, gelben Blüthen etc.

Schiebt man mit der Hand die Blätter des Krautteppichs auseinander, so erblickt man zwischen saftstrotzenden, zerbrechlichen Stengeln das von verfaulenden, stets nassen Blättern bedeckte Substrat. Die Zwischenräume erscheinen sehr gross, obwohl vom Laubdache der Kräuter ganz überwölbt und ernähren keine dem blossen Auge sichtbare Vegetation. Hingegen ist man überrascht, einen Blüthenflor zu entdecken, von welchem man oberhalb des Laubdachs nichts merkte, namentlich den Stengeln von Cyrtandra nemorosa entspringend, aber auch am Stamme von Saurauja cauliflora, der seine dichten rothen und weissen Blüthenbüschel nur an seiner Basis, ganz unter Kräutern verborgen, zur Ausbildung bringt.

Die Bäume sind im Regenwalde die am wenigsten auffallenden Bestandtheile; nur die Plankengerüste zeichnen viele derselben beim ersten Blicke vor den Bäumen eines europäischen Waldes aus. Der stattlichste Baum dieser Wälder ist Altingia excelsa (Hamamelidaceae), die Rasamala der Eingeborenen, welcher bis gegen 60 m Höhe und 112 cm Stammdicke erreicht, meist jedoch 40—45 m hoch ist.[1])

Zu voller Geltung kommt der Baum erst in der Ferne, bei Betrachtung des Waldes von oben, da seine Krone die anderen weit überragt. Sehr häufig ist ferner die Puspa (Gordonia Wallichii, eine Ternstroemiacee), welche

---

1) Koorders u. Valeton I, p. 204. Der höchste von diesen Autoren gemessene Baum hatte 58 m Höhe und war erst oberhalb 40 m verzweigt.

zur Blüthezeit in der Ferne als schneeweisse Masse erscheint und sich an den zahlreichen abgefallenen Blumenblätter im Waldinnern verräth. Die Feigenbäume, welche vornehmlich die am tiefsten gelegenen Wälder bewohnen, sind an ihren Luftwurzeln leicht kenntlich und manchmal cauliflor.

Nach Junghuhn gehören die höchsten Bäume dieser Wälder namentlich zu den Gattungen Canarium (C. altissimum), Thespesia (Th. altissima), Dipterocarpus (D. trinervis und D. retusa), Epicharis (E. altissima und E. cauliflora). Die kleineren Baumarten sind weit mannigfacher. Als besonders häufig erwähnt Junghuhn Vertreter aus den Familien der Myristicaceen, Tiliaceen, Sapotaceen, Compositen (Vernonia javanica), Rubiaceen, Euphorbiaceen, Büttneriaceen, Lauraceen (Cinnamomum), Mimosaceen etc.[1])

Kurz unterscheidet in Pegu zwei Formen der Regenwälder, die geschlossenen und die offenen, welche zwei Graden der Feuchtigkeit entsprechen.

Der geschlossene Wald bildet eine 150—200′ dicke Vegetationsmasse, in welcher 4 bis 5 Stockwerke unterschieden werden können. Die höchsten, das gemeinsame Laubdach überragenden Bäume werfen zum Theile ihre Blätter während der trockenen Jahreszeit ab, so Arten von Sterculia, einzelne Datiscaceen (Tetrameles), Leguminosen (Parkia, Albizzia, Aerocarpus, Pterocarpus, Xylia), Anonaceen (Guatteria), Anacardiaceen (Swintonia), Lythraceen (Duabanga), Artocarpeen (Artocarpus), Tiliaceen (Pentace) u. a. Immergrün sind unter diesen Riesenarten Dipterocarpeen (Dipterocarpus, Parashorea, Hopea, Anisoptera), Sapotaceen (Payena), Guttiferen (Garcinia), Urticaceen (Antiaris). Die grossen Bäume des mittleren Stratum sind hauptsächlich immergrün. Es sind darunter namentlich vertreten einzelne Arten aus den Anonaceen (Mitrephora), Sterculiaceen (Pterospermum), Burseraceen (Bursera), Meliaceen (Amoora, Cedrela, Disoxylum, Sandoricum), Celastraceen (Kurrimia), Cornaceen (Marlea), Bignoniaceen (Stereospermum), Verbenaceen (Vitex), Leguminosen (Pithecolobium, Adenanthera, Dalbergia, Albizzia), Sapindaceen (Sapindus), Lythraceen (Lagerstroemia), Anacardiaceen (Mangifera, Semecarpus), Guttiferen (Xanthochymus), Ficus-Arten, Diospyraceen (Diospyros), Lauraceen (Litsea), Euphorbiaceen (Bischofia, Trewia), Malvaceen (Hibiscus), Sterculiaceen (Sterculia, Pterospermum), Tiliaceen (Elaeocarpus), Podocarpus u. a. m.

Das dritte Stockwerk ist von immergrünen, höchstens 30′ hohen Bäumchen zusammengesetzt, und zeigt eine noch mehr verwirrende systematische Zusammensetzung als die obersten Stockwerke. Da sind Violaceen (Alsodeia), Lauraceen (Litsea, Phoebe, Cinnamomum), Bixaceen (Hydnocarpus), Hippocrateaceen (Siphonodon), Euphorbiaceen (Cleistanthus, Ostodes, Baccaurea, Aporosa, Excoecaria, Antidesma), Rutaceen (Micromelum), Bignoniaceen (Spathodea), Tiliaceen (Elaeocarpus), Sapindaceen (Erioglossum, Lepisanthes, Cupania, Euphoria), Meliaceen (Aglaia, Heynea), Anacardiaceen (Drimycarpus, Semecarpus), Myrsinaceen (Maesa, Ardisia), Urticaceen (Celtis), Ficus-Arten,

---

[1]) l. c. I, p, 315.

Leguminosen (Millettia, Erythrina, Dalbergia), Myrtaceen (Eugenia), Melastomaceen (Memecylum), Anonaceen (Cyathocalyx, Goniothalamus, Saccopetalum), Cupuliferen (Castanopsis), Diospyraceen (Gunizanthus, Diospyros), Guttiferen (Garcinia), Ternstroemiaceen (Eurya), Tiliaceen (Grewia), Rutaceen (Zanthoxylum, Glycosmis, Murraya), Simarubaceen (Picrasma), Ochnaceen (Ochna), Ilicineen (Ilex), Celastraceen (Evonymus), Verbenaceen (Vitex), Myristica, u. a. m. Verschiedene Palmen, Bambusen und Pandanus furcatus gehören auch zu diesem Stockwerke.

Unter den Lianen sind vertreten Malvaceen (Hibiscus), Combretaceen (Illigera, Calycopteris), Anonaceen (Artabotrys), Leguminosen (Dalbergia, Acacia, Bauhinia), Rhamnaceen (Colubrina, Zizyphus, Gouania, Ventilago), Araceen (Pothos, Scindapsus), Ranunculaceen (Naravelia), Acanthaceen (Thunbergia), Convolvulaceen (Porana), Vanilla, Jasminum, Menispermaceen (Tinospora), Rubiaceen (Ancistrocladus, Uncaria), mehrere Vitis-Arten, 3 oder 4 Arten von Calamus und viele Andere.

Unter den aufrechten Sträuchern zeigen sich z. B. Violaceen (Alsodeia), Rubiaceen (Musssaenda, Morinda, Ixora), Urticaceen (Boehmeria), Verbenaceen (Clerodendron), Anonaceen (Unona), Capparidaceen (Capparis), Myrsinaceen (Maesa, Ardisia), Diospyros, Connarus u. a. m.

Die Kräuter sind spärlich. In den dichten Theilen des Waldes ist der Boden nur von faulenden Blättern, Baumstämmen u. s. w. bedeckt; an lichten Stellen dagegen zeigen sich in zahlreichen Exemplaren Arten von Strobilanthus und anderen Acanthaceen, einzelne Aristolochiaceen (Bragantia), Urticaceen (Elatostema), Piper, Rubiaceen, Araceen, Liliaceen (Dracaena, Dianella), Commelinaceen (Pollia), wenige Cyperaceen und Gräser, viele Scitamineen und noch mehr Farne. Die Bäume tragen auf ihren Stämmen und Aesten als Epiphyten Orchideen, Cyrtandreen u. s. w., aber wenig Moose, die überhaupt sehr schwach vertreten sind, ausser als Epiphyllen auf den Blättern, wo sie reichlich sind. Flechten kommen auf Bambusen auf den höchsten Baumästen vor.

Pilze sind zahlreich, namentlich während der Regen. Einige Algen (Chroolepus, Scytonema) kommen als Epiphyten auf Stämmen und Blättern vor.

Die offenen immergrünen Wälder stimmen floristisch mit den geschlossenen nahe überein, sind aber bedeutend formenärmer. Es sind nur drei oder vier Stockwerke der Vegetation und wenige Lianen und Sträucher vorhanden, so dass solche Wälder weniger undurchdringlich sind.

§ 4. **Der tropische Regenwald in Afrika.** Die durch Pechuel-Lösche entworfene Schilderung des Regenwalds an der Loango-Küste (West-Afrika) ist mehr malerisch als wissenschaftlich. Immerhin giebt sie eine anschauliche Vorstellung von der Physiognomie des westafrikanischen Waldes. (Fig. 140). „In seiner mächtigsten Entfaltung beherrscht er Höhen, Hänge und Thäler des Gebirges, sowie die Niederungen vieler Wasserläufe; besonders die aus sehr fruchtbarem Schwemmlande aufgebauten Uferleisten des Kuílu schmückt er in unvergleichlicher Schönheit. Er ist ebenbürtig den grossartigsten Waldungen, die ich in anderen Ländern bewundert habe. Doch sind in ihm nicht, wie z. B. in den Wäldern Brasiliens, Guyana's, Westindiens, grosse und kleine Pflanzengestalten in reicher Abwechslung mit der denkbar



Fig. 140. Im westafrikanischen Regenwalde. Loango-Küste. Nach Pechuel-Lösche.

äussersten Benutzung des Raumes zusammengedrängt, in ihm wiederholen sich vielmehr gewisse zu riesigen Formen entwickelte Typen in Menge und verleihen ihm eine imponirende Gleichförmigkeit.

„Wie eine weite, grün überwölbte Halle empfängt er den Eintretenden. Das Laubdach ist durch unzählige, oft wunderlich geformte Säulen an 20 m über den Boden emporgelüftet. Ungeheure Stämme, astlos, schnurgerade und walzenrund, dazwischen schwächere, knorrig, verbogen, vielgetheilt, verlieren sich nach oben in den lockeren Blättermassen, welche an vielen Stellen von üppig belaubten Lianen durchzogen sind. Eine gedämpfte geheimnissvolle Beleuchtung umwebt die hellrindigen silbergrauen oder bräunlichen Schäfte, während vereinzelte wie in eine Kirche einfallende Sonnenstrahlen in zitternden goldigen Lichtern spielen. Immergrüne Bäume, an Höhe denen unserer schönsten deutschen Forsten gleichend, bilden die Hauptmasse des Waldes und drängen ihre Wipfel eng in einander. Ueber dieses dichte, von Schlinggewächsen übersponnene Laubdach ragen gewaltige unserer Buche gleichende Bäume mit periodischem Laubwurfe hinaus und entfalten erst in 30 und 50 Meter Höhe ihre feinverzweigten Kronen. Die meisten Stämme zeigen an ihrem Wurzelende in auffallender Weise die Neigung zur Pfeilerbildung . . .“

Nach einer eingehenden Besprechung der Pfeiler und der Lianen fährt Verfasser fort, „Epiphyten haften nirgends an den hellen glatten Stämmen, selbst Moose sind verhältnissmässig nicht häufig. Das Unterholz ist spärlich vertheilt, und nur dichte Bestände einer Blattpflanze mit geraden, weithin rankenden Stengeln beleben einzelne Strecken. Eine Schicht trocknen Laubes lagert auf dem Boden; eingebettet in sie modern die niedergebrochenen Hölzer. Wo einer der hochragenden Riesenstämme in gewaltigem Sturze den ganzen Wald unter sich niedergeschmettert hat, da strömt durch die weite Lücke im Laubdache das Tageslicht herein, niedere Pflanzenformen haben sich angesiedelt, während junge Bäume im Wettwuchse nach oben treiben.

. . . Wenn auch die Menge des hochübereinander geschichteten Laubwuchses dem Untenstehenden vielfach eine völlig geschlossene Wölbung zu bilden scheint, so ist er doch locker angeordnet; die Blätter sind vorwiegend büschelförmig an die Spitzen der Zweige gerückt, und letztere sind nicht so vielfach getheilt wie an deutschen Waldbäumen. Daher können allenthalben Lichtstrahlen durch das Laubdach dringen und, wenn auch mannigfach gebrochen, den Boden erreichen . . .“ S. 142, 145.

Der ostafrikanische Regenwald ist sowohl, was die Ausdehnung, als die Ueppigkeit der Vegetation betrifft, schwächer entwickelt als in West-Afrika; er zeigt sich wesentlich auf Bergschluchten beschränkt. Die Regenwaldflora von Usambara ist durch Engler in Bearbeitung genommen worden. Unter den bisher erkannten Bäumen desselben zeichnen sich durch Höhe aus u. a. Mesogyne insignis; Paxiodendron usambarense (Lauracee); Albizzia fastigiata; Sorindeia usambarensis (Anacardiacee); Stearodendron Stuhlmannii; Chrysophyllum Msolo (Sapotacee). Diese Bäume sind 30 bis 60 m hoch. Kleinere Bäume sind u. a. Ficus Volkensii (15 m); Myrianthus arborea (10 m hohe Urticacee); Dasylepis integra (bis 10 m hohe Bixacee); Oxyanthus speciosus (bis 10 m hohe Rubiacee) u. a. Als Sträucher und Zwergbäume des Unterholzes

zeigen sich Arten von Piper, Cassia, Brucea (Simarubacee); Pycnocoma (Euphorbiacee), Allophyllus (Sapindacee), Alsodeiopsis (Olacacee), Haronga (Hypericacee), Oncoba (Bixacee), Clerodendron (Verbenacee), Whitfieldia (Acanthacee), Pavetta, Chasalia und Psychotria (Rubiaceen), Vernonia (Composite) und ein niedriger Baumfarn (Alsophila Holstii) u. a. Die krautige Vegetation ist hauptsächlich von Farnen gebildet, dazu treten einige Scitamineen, Urticeen, Euphorbiaceen etc. Lianen kommen wenig im dichten Walde vor, Epiphyten sind vornehmlich Farne, untergeordnet Orchideen und Peperomien (S. 82).

§ 5. **Der tropische Regenwald in Amerika.** Die grösste Berühmtheit haben die tropischen Urwälder Amerikas erlangt und wohl mit Recht. Auf sie beziehen sich in erster Linie die gewöhnlichen Vorstellungen und diese sind den Schilderungen Humboldt's, Martius', Schomburgk's, Saint-Hilaire's entnommen. Ich habe an verschiedenen Stellen des tropischen Amerika, auf den Antillen, in Venezuela, in Brasilien den Urwald betreten. Vielfach fand ich denselben noch weit majestätischer als auf Java, dank der grösseren Mächtigkeit der Bäume, der grösseren Dicke der Lianenstämme, dem noch viel massenhafteren Auftreten der Epiphyten. Die wesentlichen Züge der Physiognomie sind aber nahezu dieselben hier und dort, entsprechend der Aehnlichkeit der Existenzbedingungen. Doch tritt sowohl in Westindien wie in Brasilien und Süd-Mexiko, — wohl auch anderwärts in Amerika —, ein Merkmal hinzu, welches ich auf Java nicht fand und welches für die vorderindischen Wälder nicht erwähnt wird, nämlich der ausserordentliche Reichthum an unverzweigten, senkrecht durch die Luft ziehenden Luftwurzeln, den „cipòs" der Brasilianer, die als stramm gespannte Drähte die auf dem Geäste der Bäume befindlichen kletternden und epiphytischen Araceen und Clusiaceen mit dem nährenden Boden verbinden (Fig. 152).

Unter den floristischen Merkmalen des tropisch-amerikanischen Regenwaldes fällt wohl zunächst sein Besitz an Bromeliaceen in die Augen, die beinahe stets epiphytisch lebend, meist einen wesentlichen und durch eigenartige Formen wie durch Farbenpracht ausgezeichneten Bestandtheil der Vegetation bilden. Auch die epiphytischen Cacteen, namentlich Rhipsalis-Arten, fehlen selten und sind leicht kenntlich.

Einem weit verbreiteten Irrtum gegenüber muss betont werden, dass baumartige Palmen keineswegs nothwendig zu den vorherrschenden Bestandtheilen des tropischen Regenwaldes gehören, weder in der neuen, noch in der alten Welt. Wohl sind Vertreter der Familie meist vorhanden. Es sind aber vorwiegend kleine Formen, oder stachelige Palmlianen. Hochstämmige, aufrechte Palmen treten im Walde häufig ganz zurück, so z. B. auf Java; dagegen sah ich auf Dominica Euterpe oleracea, in Süd-Brasilien Euterpe edulis häufig im Urwald wachsen. Einen an Palmen reichen Wald zeigt Fig. 130 für Samoa.

§ 6. **Der tropische Regenwald in Australien und Mikronesien.** Eine Schilderung des tropischen Waldes, der sich von der Nordküste



Fig. 141. Aus dem tropisch-amerikanischen Regenwalde. Blumenau, Brasilien. Links: Schizolobium excelsum, entblättert. Euterpe edulis. In der Mitte ein Farnbaum. Nach einer Photographie von Herrn Prof. Dr. H. Schenck.



Fig. 142. Tropischer Regenwald in Queensland. Mulgrave River. Nach einer Photographie.

Australiens nach Südosten, längs der Küstengebirge von Queensland (Fig. 142) bis über den Wendekreis hinausdehnt, ist von Tenison-Woods gegeben worden. Dieselbe ist mir leider unzugänglich und nur durch den Auszug in Drude's Pflanzengeographie[1]) bekannt. Von der Ueppigkeit des Regenwaldes auf Samoa geben die Fig. 130, 151, nach Photographien, die unter Leitung des Weltreisenden Herrn Küppers-Loosen ausgeführt wurden, eine prägnante Vorstellung.

3. Oekologische Eigenthümlichkeiten der Regenwaldgewächse.

Die Gewächse des immergrünen tropischen Regenwaldes sind ausgesprochen hygrophil und besitzen, mit Ausnahme eines Theils der Epiphyten, bei welchen ganz eigenartige Existenzbedingungen vorliegen, entsprechende Structur. Alle Eigenthümlichkeiten, die wir in einem früheren Kapitel als charakteristisch für die Vegetation in sehr feuchtem Klima kennen lernten, wie schwache Ausbildung des Korks und der Fasern in den Axen, Ombrophilie des Laubes, Hydathoden, Träufelspitzen an den Blättern sind bei ihnen stark ausgeprägt. Die zuletzt erwähnten Eigenthümlichkeiten hygrophiler Pflanzen scheinen in den Tropen stärker entwickelt zu sein als in den temperirten Zonen und sind auch dort vornehmlich nachgewiesen worden.

Im Folgenden sollen einige Eigenthümlichkeiten der tropischen Regenwaldgewächse geschildert werden, welche, ohne in anderen Zonen ganz zu fehlen, doch nur in den tropischen zu hervorragender Bedeutung gelangen und das ökologische Vegetationsbild beherrschen.

§ 1. **Die Bäume und Sträucher des Regenwaldes.** Die Stämme der Bäume, deren Kronen das von unten meist unsichtbare Laubdach bilden, sind sehr ungleich dick und im Durchschnitt dünner als in weniger dichten und feuchten Urwäldern. Manche derselben sind an ihrer Basis von Strebepfeilern gestützt, welche zuweilen aus cylindrischen Wurzeln bestehen, die in einiger Entfernung vom Boden aus dem Stamme entspringen (Cecropia-, Myristica-Arten), weit häufiger jedoch brettartige Auswüchse der Stammbasis und der obersten Wurzeln darstellen (Fig. 143). Diese von der Basis vieler Baumstämme bis zu einer Höhe von meist 1 bis 2 m über dem Boden ausstrahlenden Planken bilden tiefe Nischen, in welchen nicht selten zwei oder drei Menschen bequem Platz haben. Die Dicke der Planken ist vielfach so gering, dass dieselben ohne weiteres zur Herstellung von Tischen Verwendung finden können. Solche Gerüste kommen übrigens keines-

[1]) S. 495.

wegs allen Bäumen des Regenwaldes, sondern nur der Minderzahl derselben zu; man sieht sie vornehmlich an sehr hohen, oberwärts relativ dünnen Stämmen, aber auch an den massiven Stämmen von Feigenbäumen.

Wie für so viele andere Erscheinungen der tropischen Vegetation, bietet der botanische Garten zu Buitenzorg reiche Gelegenheit die Plankengerüste in verschiedener Ausbildung kennen zu lernen und zwar, was im Walde in der Regel nicht der Fall, an Bäumen bekannter systematischer Stellung. Die auffallendsten dieser Bildungen zeigen sich dort, wie es Haberlandt bereits mitgetheilt hat, bei Bäumen aus der Familie der Sterculiaceen. In meinen

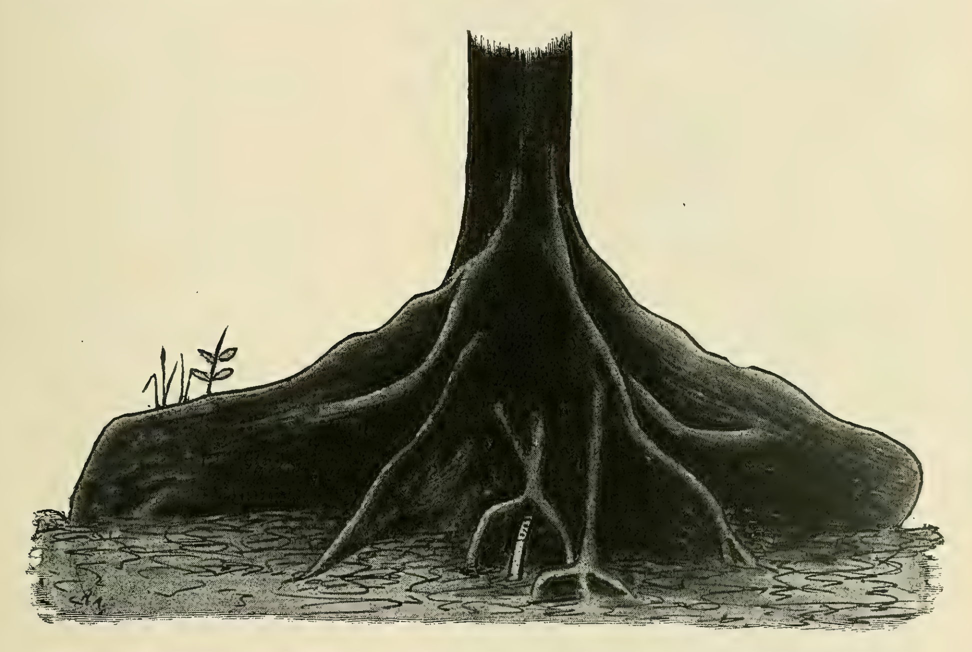


Fig. 143. Stammbasis mit Plankengerüst einer Sterculia-Art im Botanischen Garten zu Buitenzorg. Nach Haberlandt.

Notizen finde ich Sterculia spectabilis Miq., Firmiana colorata R. Br. und Pterygota Roxburghii als besonders ausgezeichnet angeführt. Ferner habe ich als bemerkenswerth bezeichnet: Dysoxylum mollissimum und D. Kadoya (Meliaceae); Urostigma altissimum und Cecropia cyrtostachya (Artocarpeae); Spathodea campanulata (Bignoniaceae); Vitex timorensis, V. cofassus, V. leucoxylon (Verbenaceae); die meisten Terminalia-Arten (Combretaceae). Keine Plankengerüste haben unter anderen die hohen Bäume aus den Familien der Sapindaceae, Apocynaceae, Sapotaceae, die Myristica-Arten. Mehrere Arten der letzten Gattung haben Stützwurzeln. Brandis erwähnt Brettergerüste u. a. für Bombax malabaricum, Vitex-, Antiaris-, Lagerstroemia-, Hymenodyction-, Nauclea-Arten.

Das Plankengerüst ist eine Eigenthümlichkeit der Bäume regenreicher tropischer Klimate, ohne auf den immergrünen Regenwald beschränkt zu sein, denn es zeigt sich auch im laubabwerfenden Monsunwald (Fig. 189); dagegen fehlt es in weniger feuchten Gebieten. Die für sein Auftreten nöthige Regenmenge ist nicht ermittelt. Die physiologischen Ursachen der Erscheinung und ihre Bedeutung für das Leben des Baumes sind zur Zeit noch unklar.



Fig. 144. Schizolobium excelsum.
Nach einer Photographie von Herrn Dr. Treub.

An den meisten Baumstämmen des Regenwaldes ist in Folge der Beeinträchtigung der Korkbildung durch die Feuchtigkeit, die Borke nur schwach entwickelt. Die Stämme im Regenwald zeigen nie solche Borkenschuppen, wie sie in den trockenen tropischen Gebieten in so auffallender Dicke sich zeigen. Vielmehr sind sie oft ganz glatt, oder mit wenig tiefen Längs- und Querrissen versehen. Ja, die Korkbildung ist manchmal so schwach, dass mitteldicke Stämme von durchschimmerndem Chlorophyll grün sind. Möglicherweise hängt die nachher zu besprechende Erscheinung der Cauliflorie mit der schwachen Ausbildung der Borke zusammen.

Selten hat man im Walde Gelegenheit, in die Verhältnisse der Verzweigung einen Einblick zu gewinnen, da dazu der Baum gefällt werden müsste. Dafür liefert wiederum der Garten zu Buitenzorg reichen

Ersatz, wobei allerdings in Betracht gezogen werden muss, dass er sowohl Bäume des Regenwaldes, als solche laubabwerfender Wälder, der Strandwälder und sogar der Savannen enthält. Die besonders in die Augen fallenden Gestalten der Schirmbäume treten im immergrünen Urwalde nur ausnahmsweise auf — und dann sind es gewöhnlich Waldriesen, deren Kronen sich über das allgemeine Laubdach erheben — während die noch auffallenderen Formen der Etagenbäume ihnen ganz fehlen dürften. Solche Baumformen sind viel mehr für lichte, laubabwerfende, mehr oder weniger xerophile Wälder, für die Savannen und die höchsten Waldregionen der Gebirge, überhaupt für ein trockenes Klima charakteristisch. Die Kronen der Urwaldbäume sind in der Regel länglich, von mehr oder weniger eiförmiger Gestalt oder sehr unregelmässig.



Fig. 145. Averrhoa Bilimbi L. Eine baumartige Oxalidacee (ca. 8 m h.) im Botanischen Garten zu Buitenzorg. Aus natürl. Pflanzenfam. Nach einer Photographie.

In den sorgfältigen Aufzeichnungen von Koorders und Valeton[1]) ist für die grosse Mehrzahl der Fälle die Gestalt der Krone angegeben. Beinahe für alle Bäume des immergrünen Urwalds Java's ist dieselbe als eiförmig oder unregelmässig bezeichnet. Schirmbäume oder Bäume mit abgeplatteten bis halbkugeligen Kronen sind nur Parkia biglobosa (häufiger in dünnen, laubabwerfenden Wäldern), Tarrietia javanica (seltener Waldriese mit etwas abgeplatteter Krone), Dysoxylum mollissimum (bis 58 m hoher, seltener Waldriese mit unregelmässig schirmförmiger

[1]) l. c. Lief. 1—3.

Krone), Cedrela febrifuga (Waldriese mit halbkugelförmiger Krone, auch in dünnen, laubabwerfenden Wäldern).

Die Bäume des tropischen Regenwaldes sind weit weniger verzweigt, als diejenigen der Wälder der temperirten Zonen. Viele der Tropenbäume bleiben ganz unverzweigt, wie die Baumfarne, Cycadeen, Palmen und manche kleinere Dicotylen (Carica Papaya, Theophrasta, Araliaceen etc. Manche verzweigen sich erst, nachdem sie 2 m oder darüber hoch sind und einen faustdicken Stamm besitzen, wie Albizzia-, Schizolobium-Arten und andere Leguminosen, Cecropia etc. Die später auftretenden Aeste bleiben theilweise unverzweigt oder erzeugen nur wenige einfache Seitenäste (Fig. 144 und 145). Häufig werden sogar bei sehr hohen Bäumen nur drei Zweigordnungen ausgebildet (z. B. Strombosa-, Cinchona-, Jagera-, Hopea-Arten). Bei unseren Holzgewächsen sind hingegen höhere Zweigordnungen, meist 5—8, vorherrschend (Wiesner).

„Selbst bei den grössten von mir in den Tropen beobachteten Bäumen ging die Ordnungszahl über 5 nicht heraus (Ficus elastica, mit oft nur 2—4 Zweigordnungen, F. religiosa, Pterocarpus indica, Altingia excelsa, Grevillea robusta). Die zahlreichen Beobachtungen des Herrn Koorders führen zu demselben Resultat; ausnahmsweise kommen auch noch höhere Zweigordnungen vor. Die Complication der Verzweigung betrifft aber nur die unmittelbar das Laub tragenden Zweige. Die blattlos gewordenen Stammtheile sind durchweg nur spärlich verzweigt.“ [1])

Die Blätter der Regenwaldbäume sind sehr mannigfach, oft von derber lederartiger Beschaffenheit und stark glänzend, ziemlich selten zart gefiedert oder filzig behaart. Sie sind, wie bereits des näheren auseinandergesetzt), meist schief zum Zenith gestellt, oft schopfartig am Ende langer, nackter Axen angehäuft (Fig. 145).

Die Sträucher des Regenwaldes sind, wie die Bäume, im Vergleich zu den Sträuchern unserer Wälder meist schwach verzweigt. Ihre Blätter sind meist gross und zart krautig, selten lederartig.

§ 2. **Die Bodenkräuter** (Fig. 135 u. 136). Die Bodenkräuter sind theils aufrecht, theils kriechend, schwach verzweigt und beinahe stets mit gestreckten Axen versehen; dichte Rosetten kommen, entsprechend der grossen Feuchtigkeit, nicht vor. Bei grösserer Beschattung trägt der Boden nur zarte Kräuter, die in der schwachen Bewurzelung, den grossen überzarten Blättern, der spärlichen Entwickelung von Fasern und von Gefässen in ihren saftstrotzenden, zerbrechlichen Stengeln den Einfluss der Feuchtigkeit in Boden und Luft auf's deutlichste zu erkennen geben (z. B. verschiedene Rubiaceen, Urticeen).

Manche Kräuter des Urwaldbodens sind auf ihrem Laube mit

---

[1]) Wiesner, S. 73—74.

wunderbaren Zeichnungen, wie weissen, silbernen, goldenen, rothen Flecken und Streifen versehen, welche manche derselben zu gesuchten Zierpflanzen erhoben haben (Begonien, Marantaceen, Orchideen).

Stahl erblickt in derartigen farbigen Flecken Vorrichtungen zur Beförderung der Transpiration. Seine diesbezüglichen Erörterungen sind scharfsinnig und anregend, aber bei dem Fehlen ganz beweiskräftiger Experimente noch zu hypothetisch, um eingehende Berücksichtigung finden zu können.

Nicht selten, namentlich an sehr feuchten und schattigen Standorten, zeigt das Laub der Kräuter die sammetige Oberfläche (Fig. 24), deren Zusammenhang mit der Lichtconcentration und der Beförderung der Transpiration früher dargestellt wurde.[1]) An ähnlichen Orten schimmert das Laub vieler Gewächse, vornehmlich Selaginella- und Trichomanes-Arten in metallischem blauem Glanze.



Fig. 146. Hymenophyllaceen des tropischen Regenwaldes Amerika's. *1* Trichomanes angustatum Carm. *2* Trichomanes sinuosum Rich. Epiphyten auf Farnbäumen. Blumenau, Süd-Brasilien.

Eine eigene Vegetationsform bilden die im tiefsten Waldschatten niemals fehlenden Hymenophyllaceen (Fig. 146), welche zwar vielfach als Epiphyten die Basis der Baumstämme bekleiden, aber auch auf dem Boden und auf Felsen vorkommen und überhaupt die Eigenart epiphytischer Gewächse nicht aufweisen. Die Hymenophyllaceen (Hymenophyllum und Trichomanes) veranschaulichen besser als irgend welche andere Gewächse des Urwalds dessen grosse Feuchtigkeit, indem sie manche Merkmale mit den Wasserpflanzen theilen. Ihre zarten und, ausgenommen an den Nerven, meist einschichtigen Blätter saugen an ihrer ganzen Oberfläche das Wasser auf und schrumpfen rasch zusammen, sobald die Atmosphäre nicht nahezu mit Wasserdampf gesättigt ist. Wie bei Wasserpflanzen spielen die stark reducirten Wurzeln nur eine untergeordnete Rolle als Organe der Befestigung oder fehlen sogar gänzlich.[2])

---

[1]) S. 22.

[2]) Vgl. namentlich die citirten Arbeiten von Prantl und Mettenius.

§ 3. **Die Lianen.** Die eigenartigsten Bestandtheile des Regenwaldes, diejenigen, welche den Reisenden zuerst auffallen und von ihnen am häufigsten erwähnt werden, sind die Epiphyten und die Lianen. Beide Vegetationsformen finden sich zwar auch in anderen Wäldern und sind nicht auf die Tropen beschränkt, der tropische Regenwald ist aber, wie bereits gezeigt wurde, die Urheimath beinahe sämmtlicher höheren Epiphyten, auch solcher, die in offenen, trockenen Landschaften vorkommen, während die Holzlianen in demselben allerdings nicht ihren ausschliesslichen Bildungsherd, wohl aber die Stätte ihrer üppigsten Entwickelung und ihres bei weitem grössten Formenreichthums besitzen. Beide Formen zeigen insofern einen Zusammenhang, als ein an Holzlianen reicher Wald, auch reich an Epiphyten zu sein pflegt und dass die Vertreter beider Genossenschaften vielfach denselben Familien angehören. Die Entstehung beider Formen ist auf die gleichen Factoren zurückzuführen, das Streben nach Licht unterstützt durch grosse Feuchtigkeit, beide sind durch Uebergänge verbunden und manche Epiphyten sind augenscheinlich aus Lianen hervorgegangen.



Fig. 148. Gnetum scandens auf Cocospalmen. Nach einer Photographie v. Herrn Dr. G. Karsten.

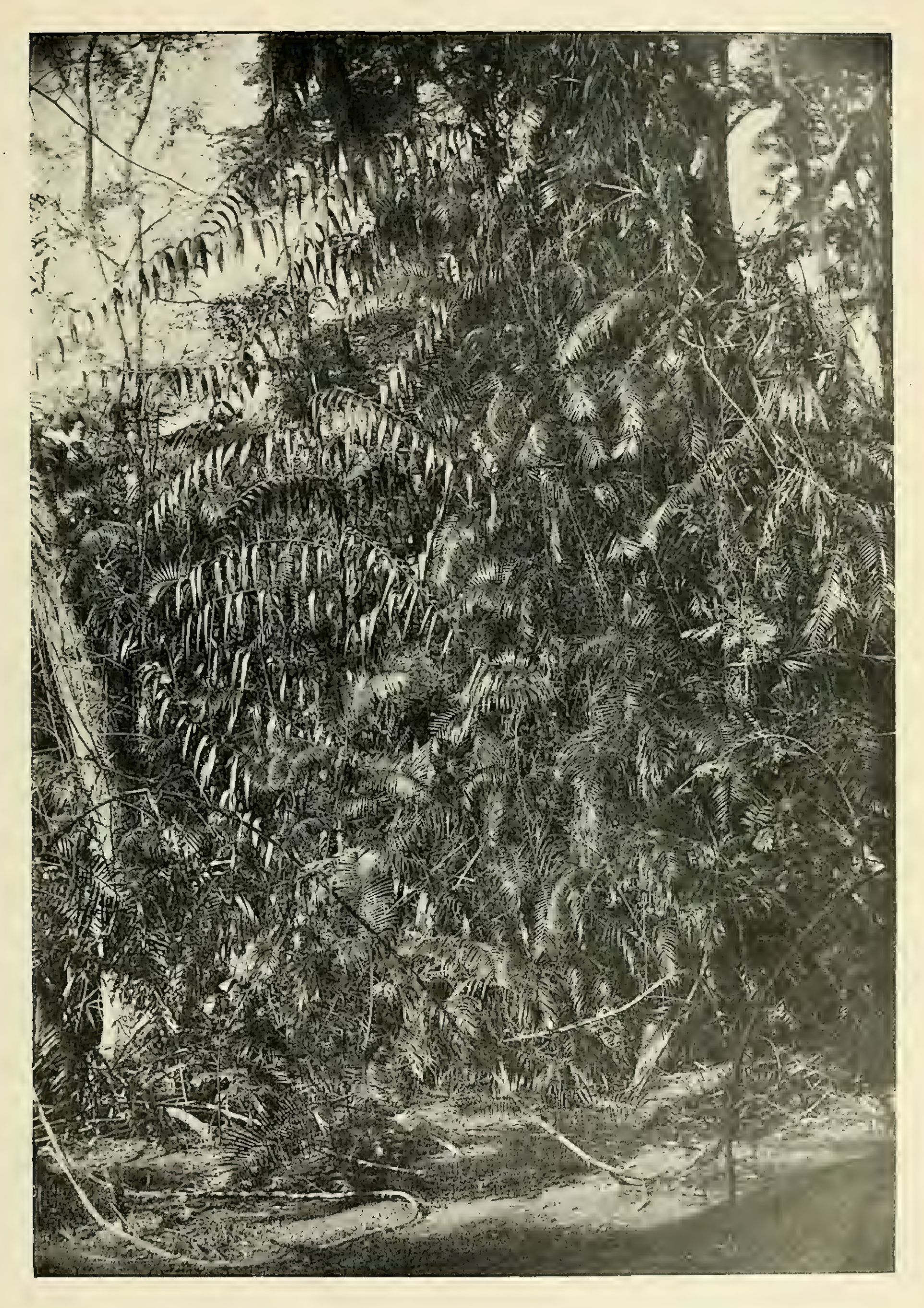
Die ökologischen Eigenthümlichkeiten der Lianen sind in einem früheren Kapitel in ihren allgemeinen Zügen dargestellt worden, aber die wenigen dort auf Grund des Klettermodus unterschiedenen Typen geben von der reichen Mannigfaltigkeit der tropischen Lianenformen keine Vorstellung und die diesbezüglichen Merkmale pflegen, ausser bei den Wurzelkletterern, im Walde dem Blicke entzogen zu sein. Viele der zu verschiedenen ökologischen Typen gehörenden Lianen sehen in ihren unteren allein sichtbaren Theilen einander sehr ähnlich, während andere an ihrer Wachsthumsweise, namentlich aber an der Form ihrer Stämme leicht erkannt werden. [2])

[1]) S. 209.

[2]) Vgl. darüber und das Folgende namentlich Schenck I u. II.



Fig. 147. Eine Lianea im botanischen Garten zu Peradenyia Nach einer Photographie.



Fi. 149. Palmlianen im botanischen Garten zu Buitenzorg.
Nach einer Photographie des Herrn Dr. M. Treub.

Zu den charakteristischsten und häufigsten Erscheinungen unter den Lianen der Tropenwälder gehören die kletternden Palmen, Arten von Calamus und einigen verwandten kleinen Gattungen im tropischen Asien und Australien, solche von Oncocalamus und anderen Raphieen im tropischem Afrika und von Desmoncus im tropischen Amerika. Die dünnen und zähen, als „Rotang" wohl bekannten, oft stacheligen Stämme bilden zwischen den Stämmen in vielen Tropenwäldern weit ausgedehnte Gewirre, welche das Waldmesser nur mit grösster Mühe durchschneidet, und liegen in ungeheuren Schlingen auf dem



Fig. 150. Waldrand in Amboina mit einer Palmliane. Nach einer Photographie von Herrn Dr. G. Karsten.

Boden. Ein von Treub gemessener herabgerutschter Stammtheil hatte 240 m Länge.

Noch mehr als der Wachsthummodus ist für die Palmlianen die Art ihres Kletterns charakteristisch. Bei Calamus und den Raphieen setzt sich die Rhachis des Blatts in ein langes, biegsames, mit hakenförmigen Stacheln versehenes Flagellum fort, welches als rankenähnliches, aber nicht reizbares Organ die Befestigung der belaubten Sprossgipfel am Geäst des Stützbaums in wirksamster Weise bewirkt. Ist der Gipfel des letzteren erreicht und hiermit das fernere Emporwachsen der Liane ausgeschlossen, so rutschen die blattlos gewordenen älteren Axentheile,

ihrem Gewichte folgend, herab und liegen schliesslich in Form der erwähnten, auf Fig. 149 wohl sichtbaren Schlingen auf demselben.



Fig. 151. Eine Palme (Cyphokentia samoensis Warbg.), deren Stamm unterwärts von einem wurzelkletternden Farn, oberwärts von Freycinetia sp. umrankt ist. Samoa. 300 m ü. M. Nach einer Photographie.

Noch eigenartiger sind die Klettervorrichtungen bei den amerikanischen Desmoncus-Arten, mit welchen ich namentlich in den Wäldern



Fig. 152. Wurzelkletternde Lianen an einem Baumstamm im süd-mexikanischen Regenwalde (Chiapas). Unten: Sarçinanthus utilis, mit zweispaltigen Blättern. Weiter oben: Araceen. Zu oberst sind neben Araceen-Blättern epiphytische Sträucher sichtbar. Rings um den Stamm die drahtartigen Luftwurzeln der im Geäst befindlichen Araceen. Nach einer Photographie des Herrn Dr. G. Karsten.

Verlag von Gustav Fischer, Jena. Reproduktion von J. B. Obernetter, München.

auf Trinidad nähere Bekanntschaft machte. Hier sind die obersten Fiederpaare in lange und starke, nach rückwärts gekrümmte Dornen umgewandelt, so dass die verlängerte Rhachis einer Harpune gleicht.

Die kletternden Palmen sind ökologisch als höchste Stufe des Spreizklimmertypus zu betrachten, zu welchem noch viele andere Lianen des Regenwalds, unter anderen Bambusen gehören. Manche Arten der Bambusen klettern hoch an den Bäumen empor; häufiger jedoch verbleiben sie im Bereich des Unterholzes und verankern sich an dem Geäst der kleineren Bäume und Sträucher mit



Fig. 153. Sarcinanthus utilis (Cyclanthaceae) an Baumstämmen des süd-mexikanischen Regenwaldes (Prov. Chiapas) emporkletternd. Nach einer Photographie des Herrn Dr. G. Karsten.

Hülfe ihrer nach unten gekrümmten, langen und dornähnlichen Laubknospen. Besondere Kletterorgane sind also hier nicht vorhanden, doch dürften einige Eigenthümlichkeiten der Knospen, namentlich deren Krümmung, als Anpassung an das Klettern entstanden sein.

Die mit den Palmen verwandten Cyclanthaceen und Pandanaceen haben ebenfalls lianenartige Vertreter, erstere in Arten der Gattungen Carludovica und Sarcinanthus (tropisches Amerika), letztere in zahlreichen Freycinetia-Arten des malayischen Archipels und Mikronesiens. Alle drei Gattungen bestehen ganz oder zum Theil aus Wurzelkletterern, und gehören in ihren Verbreitungsgebieten zu den verbreiteten und augenfälligen Bestandtheilen des Regenwalds. Die

Freycinetien (Fig. 151) sind hohe Kletterer, welche bis an das Geäst der höchsten Bäume gelangen und die Stämme in üppigster Weise mit langbeblätterten Sprossen umhüllen (z. B. auf Java). Die Carludovica-Arten sind weniger hohe und weniger üppige Kletterer. Doch sah ich in den Wäldern der kleinen Antillen Carludovica Plumieri eine Hauptrolle spielen, indem sie als ausgeprägte Schattenpflanze an allen Stämmen dunkeler Wälder ihre palmähnlichen Blätter ausbreitete, zwischen welchen die höchst eigenartigen, crêmeweissen, von langen fädigen Staminodien bedeckten Blüthenkolben sich erhoben. Sarcinanthus ist mit nur einer Art, S. utilis, auf die Wälder des centralen Amerika und südlichen Mexiko beschränkt. Er ist auf unseren Figuren 129, 152 und 153 an den zweispaltigen Blättern leicht erkennbar.

Den ersten Rang nehmen unter den monocotylen Lianen, neben den Palmen, die Araceen ein, welche in den grossen Gattungen Philodendron, Monstera, Pothos und einigen anderen kleineren eine Reihe hochemporwachsender grossblätteriger Wurzelkletterer besitzen, die zu den auffallendsten Erscheinungen der tropischen Regenwälder, namentlich derjenigen Amerika's gehören. (Fig. 129 u. 152.)

Die Stämme dieser Lianen — auch diejenigen von Carludovica — erzeugen ihrer ganzen Länge nach zahlreiche Adventivwurzeln von ganz ungleichen morphologischen und physiologischen Eigenschaften. (Fig. 154.) Die einen sind als Haftwurzeln ausgebildet und sind verhältnissmässig kurz (oft 2—3 dcm oder auch weniger); sie sind ausgesprochen negativ hiliotropisch, so dass sie sich der Stütze direkt andrücken; sie wachsen, sei es in Folge von Diageotropismus oder von Rectipetalität, ungefähr horizontal. Im histologischen Bau der Haftwurzeln herrschen die mechanischen Elemente, namentlich zähe Fasern vor, während die leitenden Elemente sehr zurücktreten (Fig. 155 *b*).

Die Nährwurzeln sind ausgesprochen positiv geotropisch und wachsen, ohne sich zu verzweigen, nach abwärts, bis sie den Boden erreichen; dort angelangt, pflegt das Spitzenwachsthum bald aufzuhören, während aus dem Gipfeltheil zahlreiche Nebenwurzeln entspringen und senkrecht in den Boden dringen. Aehnliches geschieht im Wasser. Bei manchen Arten kriechen die Nährwurzeln an der Oberfläche der Rinde, in der Nähe der Stämme, bei anderen hingegen, namentlich solchen, die hoch in das Geäst emporklettern und die ich nur im tropischen Amerika, dort aber überall beobachtete, wachsen die Nährwurzeln frei durch die Luft herab und stellen, nach Erzeugung der Bodenwurzeln, straff gespannte Drähte von oft ungeheurer Länge, aber nur etwa Bleistiftdicke dar, welche in den Heimathländern als Stricke (cipó der Brasilianer) ausgedehnte Verwendung finden (Fig. 152 u. 159).

In den Nährwurzeln sind, im Gegensatz zu den Haftwurzeln, die leitenden Elemente stark und die mechanischen schwach entwickelt (Fig. 155 *a*).

Ausser den erwähnten giebt es in den Regenwäldern noch zahlreiche andere Wurzelkletterer, z. B. Piper-, Ficus-Arten etc. unter den holzigen, Vanilla-, Begonia-Arten unter den krautigen. Im tropischen Amerika sind die ebenfalls durch Haftwurzeln kletternden Marcgravia-Arten namentlich wegen des stark ausgeprägten Dimorphismus der Blätter an den dem Stützstamm aufliegenden und den frei wachsenden

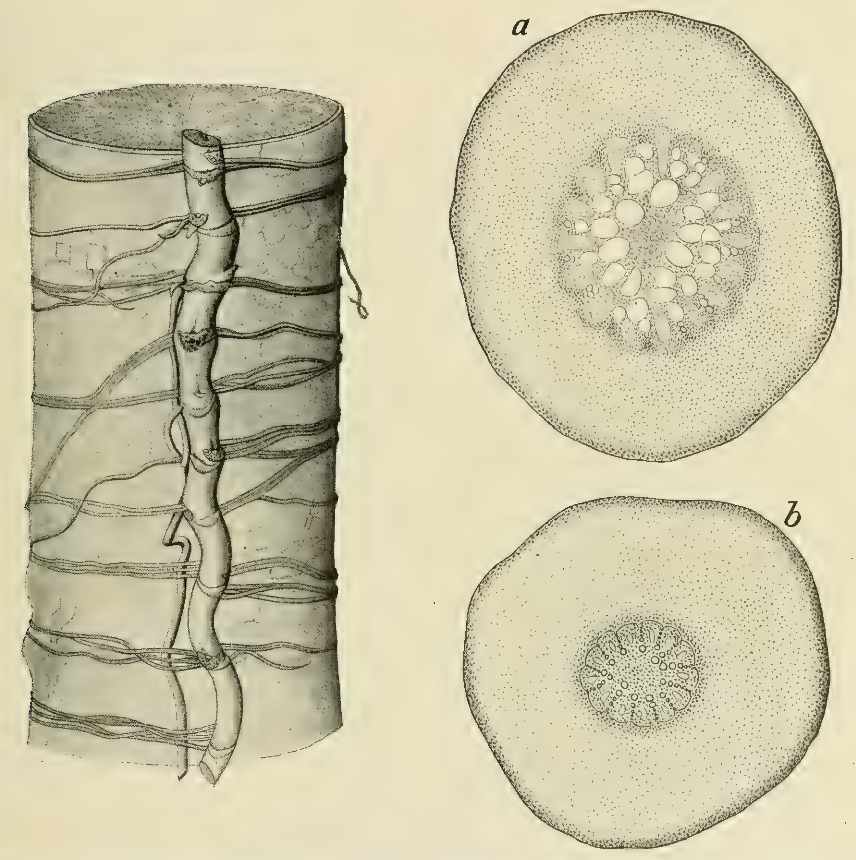


Fig. 154. Stengel von Philodendron melanochrysum mit vertikalen Nähr- nnd horizontalen Haftwurzeln. $^{1}/_{6}$ nat. Gr. Nach Went.

Fig. 155. Anthurium sp. Epiph. Liane aus Trinidad. Wurzelquerschnitte. *a* Nährwurzel. *b* Haftwurzel. Vergr. 10.

Aesten sowie wegen der eigenartigen Blüthenstände, ebenso auffallende wie allgemein verbreitete Erscheinungen.

Hin und wieder zeigen sich Baumstämme des Regenwaldes, doch nur solche von mässigem Durchmesser, von Lianen umwunden. Doch ist dies nicht gerade häufig. Die meisten Winder unter den Lianen erheben sich völlig frei und oft pfeilgerade zwischen den Baumstämmen, sei es dass sie sich an einem dünnen, seitdem abgestorbenen Stamm

bis zum Lichte emporgehoben hatten, sei es dass sie zunächst ohne Stütze in die Höhe gewachsen sind.[1])

Die Mehrzahl der stattlichen Holzlianen-Arten des tropischen Regenwaldes, namentlich derjenigen mit bis schenkeldickem gelapptem oder zerklüftetem Stamme, gehören zur höchsten Stufe der Kletterpflanzen, derjenigen der Ranker.

Davon kann man sich in der Regel jedoch erst überzeugen, wenn man die im Geäste des Laubdaches verborgenen oberen Theile zu Gesicht bekommt. An den unteren Stammtheilen ist ebenso wenig wie an den Schifftauen, denen sie gleichen, die Art der Befestigung der oberen Theile erkennbar.

Unter den verbreitetsten und auffallendsten Rankenkletterern befinden sich in der alten wie in der neuen Welt mehrere, wegen fehlender Blüthen teilweise noch unbeschrieben gebliebene Arten der grossen Gattung Bauhinia, deren Axen durch bandartige Abplattung und mehr oder weniger starke wellenartige Krümmungen ausgezeichnet sind (Fig. 156). Solche Bauhinien gehören zu den gemeinsten und zu den grössten Lianen des tropischen Amerika. Ich habe sie massenhaft in Brasilien und auf den Antillen gesehen, am meisten auf Trinidad, wo die zickzackigen Schlingen der weniger alten Aeste in jedem Waldtheile vom Laubdach herabhängen.

Die Wellung ist an jungen Axen noch nicht vorhanden und geht von einem früheren oder älteren Altersstadium ab wieder verloren, indem gerade Holzschichten den verbogenen aufgelagert werden (Fig. 157). Der ursprüngliche wellige Axentheil stellt sich dann wie eine schmale Leiter zwischen zwei mächtigen Leiterbäumen dar.

Die ökologische Bedeutung der Wellung kommt zum Vorschein, sobald der Versuch gemacht wird, die Liane herab zu ziehen. Die Aeste des Stützbaumes bleiben in den Schnallen, welche durch die nach unten gekrümmten hakenförmigen Ueberreste von Seitenästen eine Verstärkung erhalten, derart festgeklemmt, dass solches Unternehmen wenn überhaupt, nur unter Zerbrechen vieler Zweige gelingt. Der gerade gewordene Stamm findet hingegen kein Hindernis mehr und gleitet allmählich, seinem Gewicht folgend, auf den Boden. Dass in Folge des Absterbens des stützenden Gezweiges und des bedeutenden Eigengewichts auch noch wellige Axen heruntergleiten, zeigt ihr häufiges Herabhängen vom Laubdach herunter.

Zu den hohen Rankern des tropischen Regenwaldes gehören ausserdem eine Anzahl durch auffallende Stammbildung ausgezeichnete Arten,

[1]) Zu den hohen Windern des tropischen Regenwaldes gehören namentlich Menispermaceen, Malpighiaceen, Euphorbiaceen (Tragia, Dalechampia), Combretaceen (Combretum, Quisqualis), Asclepiadaceen, Compositen (Mikania), Magnoliaceen (Schizandra, Kadsura).

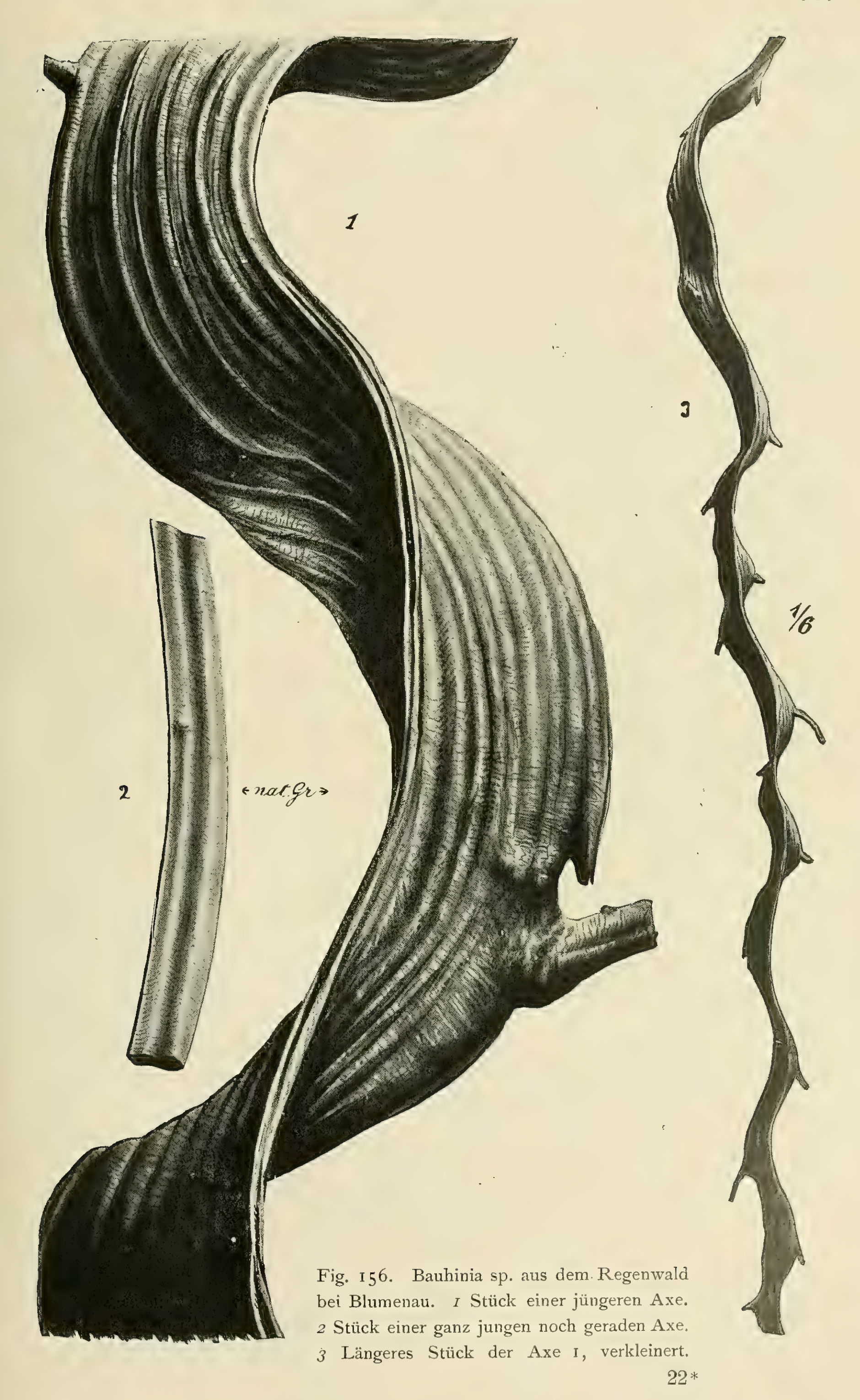


Fig. 156. Bauhinia sp. aus dem Regenwald bei Blumenau. *1* Stück einer jüngeren Axe. *2* Stück einer ganz jungen noch geraden Axe. *3* Längeres Stück der Axe 1, verkleinert.

z. B. Sapindaceen (Uhrfederranker), mit kabelartig aus Strängen zusammengesetztem Stamme, blattrankende Bignoniaceen, mit im Querschnitt kreuzförmigem Holzkörper etc.[1])

§ 4. **Die Epiphyten.**[2]) Noch mehr als die Lianen tragen die Epiphyten zur charakteristischen Physiognomie des tropischen Urwalds wesentlich bei, sitzen doch auf den Stämmen und aufwärts bis zu den äussersten Astspitzen der Bäume eine Fülle von Phanerogamen und Farnen, und zwar nicht bloss Kräuter, sondern Sträucher und sogar Bäume, während bei uns nur Moose, Flechten, kleine Algen an solchen Standorten wachsen können. Im Regenwald sind solche kleine Formen meist auf die Blätter zurückgedrängt, die sie vielfach als Epiphyllen dicht überziehen.

Die Standorte der Epiphyten scheinen im Allgemeinen zur Ernährung grosser Pflanzen wenig geeignet. Zwar wachsen dieselben manchmal auf sehr rissiger Rinde, in Gabelungen des Geästes, wo sich Humus angesammelt hat, in den persistirenden nischenartigen Blattstielbasen von Palmen, etc. Doch kommen viele ihrer Arten vornehmlich auf ganz glatter Rinde vor, z. B. auf den mastähnlichen glatten Stämmen vieler Palmen, auf den noch glatteren, gleichsam gefirnissten der Bambusen, auch auf glatten Blättern. Die einige Meter langen Schweife der Tillandsia usneoides liegen wurzellos und ohne jeden Zusammenhang, gleichsam hingeworfen auf den Astspitzen und Asplenium nidus hängt häufig seine über meterhohen Trichter an dünnen Lianenstämmen reihenweise auf.

Nach ihrer Lebensweise können die Epiphyten in vier Gruppen eingetheilt werden. Die erste, diejenige der **Protoepiphyten**, ist sehr wenig homogen und fasst alle Arten zusammen, die für ihre Ernährung auf die Rinde und die direkte Zufuhr seitens der Atmosphärilien angewiesen sind. Zu der zweiten Gruppe, derjenigen der **Hemiepiphyten**, gehören solche Epiphyten, die zwar auf den Bäumen ihre Keimung und erste Entwickelung durchmachen, nachträglich aber durch ihre Wurzeln mit dem Boden in Verbindung treten, so dass sie in Bezug auf ihre Ernährung den gleichen Bedingungen unterstehen wie Bodenpflanzen, namentlich wie wurzelkletternde Lianen. Die dritte Gruppe, diejenige der **Nestepiphyten**, ist von denjenigen Arten gebildet, welche durch geeignete Vorrichtungen grosse Mengen von Humus und Wasser sammeln. Die epiphytischen Bromeliaceen sind wenigstens

---

[1]) Zu den hohen Zweigklimmern gehören Securidaca-Arten, die Hippocratea-Arten der neuen und alten Welt, diejenigen von Dalbergia und Machaerium in Brasilien, Anonaceen im tropischen Asien, zu den Fadenrankern die Cissus-Arten etc. — [2]) Schimper I u. II

in den Tropen, — die neuseeländische Liliaceen-Gattung Astelia scheint sich ihnen anzuschliessen — die einzigen Vertreter der vierten Gruppe derjenigen der **Cisternepiphyten**, bei welchen das Wurzelsystem nur als Haftapparat entwickelt oder ganz unterdrückt ist, so dass die ganze Ernährung durch die Thätigkeit des Laubes stattfindet.

Die Protoepiphyten entbehren vielfach ausgeprägter Anpassungen. So unterscheiden sich z. B. kleine Farne, die auf feuchter rissiger Rinde wachsen, in keiner Weise von denjenigen des Bodens. Im Allgemeinen jedoch zeichnen sich auch die Farne dieser Gruppe vor den verwandten Gewächsen des immergrünen Regenwalds durch ihren ausgeprägten xerophilen Charakter aus, welchen die unregelmässige und spärliche Zufuhr des Wassers durch das Substrat zur Genüge erklärt. Die Epiphyten des feuchten Waldes zeigen ähnliche Schutzvorrichtungen gegen Wasserverlust durch Transpiration, wie die Bewohner physiologisch trockener Standorte überhaupt. Solcher Schutz wird in diesem Falle sehr selten durch Behaarung gewährt, viel öfter durch eine sehr dicke Cuticula und durch trichterförmige Einsenkung der Spaltöffnungen, am häufigsten jedoch durch Vorrichtungen zur Speicherung des Wassers, welches die Regen zeitweise in übergrosser Menge zuführen, während es in anderen Zeiten sehr spärlich ist. Solche Wasserspeicher sind vielfach als mächtiges Wassergewebe in den Blättern entwickelt, welche dann auffallend dick und saftig erscheinen (Peperomia, Aeschynanthus-Arten und andere Gesneraceen, viele Asclepiadaceen etc.) (Fig. 16 a), oder es sind zahlreiche Wassertracheiden vorhanden, wie im Laube vieler Orchideen (Fig. 16), oder bestimmte Glieder der Pflanze sind in Wasserspeicher umgewandelt. So versehen die knollenartigen Gebilde, welche so vielen Epiphyten zukommen,

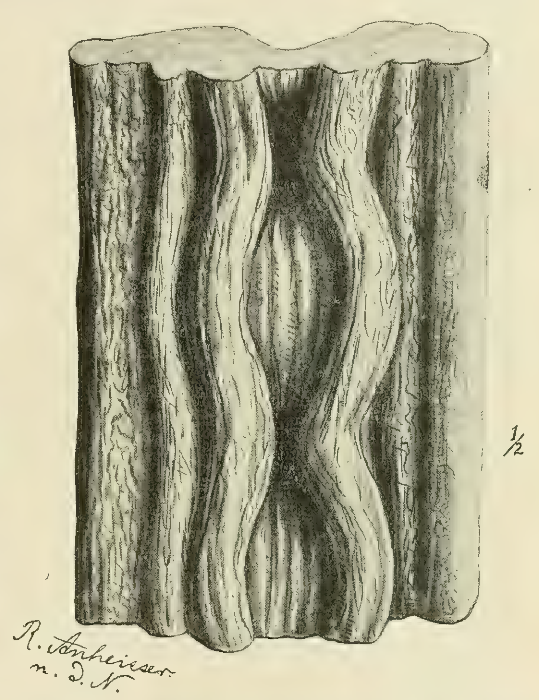


Fig. 157. Bauhinia sp. Pernambuco. Der welligen jungen Axe sind gerade Zuwachsschichten aufgelagert worden.

z. B. zahlreichen aber nicht allen Orchideen, manchen Ericaceen, Utricularien, den jungen Feigenbäumen (Fig. 160), auch die spindelförmigen angeschwollenen Blattstiele von Philodendron cannaefolium und die alternden, vergilbten, stark verdickten Blätter von Peperomien und Gesneraceen, wie experimentell nachgewiesen wurde, die zugehörige Pflanze mit Wasser, so dass sie bis zur Erschöpfung dieser Vorräthe, ohne Zu-



Fig. 158. Schiefgewachsener Baumstamm mit Epiphyten. Von rechts nach links: Oben Philodendron cannaefolium, unten hängende Codonanthe Devosiana; oben Ficus sp. (baumartig). Vriesea; unten: Anthurium sp., Rhipsalis paradoxa und pachyptera. Nach einer Photographie von Herrn Prof. Dr. H. Schenck.

fuhr von Aussen weiter gedeiht, bei Entfernung derselben aber rasch vertrocknet.

Während die Wurzeln vieler Protoepiphyten sich nicht wesentlich von denjenigen terrestrischer Gewächse unterscheiden, sind andere mit Vorrichtungen versehen, durch welche jeder Tropfen herabfallenden Wassers sofort aufgenommen wird. Dieses geschieht durch Vermittelung des Velamen, eines Gewebes, welches die Wurzeln



Fig. 159. Baumstamm mit Epiphyten. Blumenau, Brasilien. Unten: Vriesea; oben: Rhipsalis sp. Rechts drahtartige Luftwurzeln (Nährwurzeln) von Philodendron sp.; links ein schief aufstrebender Lianenstamm.

Nach einer Photographie von Herrn Prof. Dr. H. Schenck.

beinahe aller epiphytischen Orchideen und gewisser Araceen überzieht. (Fig. 161). Die Zellen dieses Gewebes, welches mehrschichtig zu sein pflegt, sind tracheidenähnlich, mit Spiralfasern versehen, bei trockenem Wetter lufthaltig. Sie grenzen nach innen an eine Endodermis, deren Zellen zum Theil als Durchlassstellen ausgebildet sind. Wird der Wurzel Wasser zugeführt, so wird dasselbe durch das Velamen, wie durch Löschpapier, aufgesogen und füllt die Zellräume aus. Von dort gelangt es langsamer, durch die Durchlassstellen, in das Innere der Wurzel hinein.

Die Wurzeln der Epiphyten dieser Gruppe sind meistens dem Lichte ausgesetzt, und in Folge dessen häufig chlorophyllhaltig. Dieser Umstand hat eine der eigenthümlichsten Anpassungen unter den Epiphyten zur Folge gehabt, nämlich die Ausbildung des Wurzelsystems, unter gleichzeitiger Unterdrückung des Laubes, zum alleinigen Organ der Assimilation. Solche assimilirende Wurzeln kriechen entweder auf der Rinde oder hängen frei in der Luft herab, sind in manchen Fällen dorsiventral und stets mit Durchlassstellen für den Gasaustausch versehen, welche den schwach assimilirenden Wurzeln anderer Orchideen fehlen (Fig. 114).



Fig. 160. Ficus sp. Epiphyt. Junge Pflanze mit Knollen, in nat. Gr. Nach Went.

Zu den Hemiepiphyten gehören meist sehr stattliche, zum Theil baumartige Formen, wie die epiphytischen Feigenbäume, Clusia-Arten, grosse Araceen aus den Gattungen Philodendron und Anthurium, Carludovica etc. Der Epiphyt verhält sich anfangs wie ein solcher der ersten Gruppe und entwickelt ähnliche Wasserspeicher. Seine Wurzeln sind gleichartig ausgebildet und dienen zugleich zur Befestigung und zur Nahrungsaufnahme. Später zeigt sich, wie bei den vorherbeschriebenen wurzelkletternden Araceen, eine scharfe Differenzirung in kurze Haftwurzeln und in lange zum Boden herabwachsende Nährwurzeln derart, dass der Epiphyt zwar hoch oben auf dem Baume sitzt, aber bezüglich der Nahrungsaufnahme einer Bodenpflanze gleicht. Viele Epiphyten dieser Gruppe sind gleichzeitig Lianen, wie die schon im Zusammenhang mit letzteren erwähnte Carludovica Plumieri und verschiedene Araceen, andererseits fehlt es nicht an auf dem Boden keimenden Lianen, deren Stamm allmählich von unten nach oben abstirbt, so dass sich dieselben auf späteren Stadien ganz wie Hemiepiphyten unterhalten. Sie sind als Pseudoepiphyten bezeichnet worden.

Die stattlichsten unter den Hemiepiphyten sind in den Tropen beider Welttheile Arten der Gattung Ficus. Allgemein bekannt ist der riesige Banyanbaum Ostindiens (Ficus bengalensis) (Fig. 162), eine lebende ungeheure Säulenhalle, bestehend aus flachem, weit ausgebreitetem Laubdach und zahlreichen von den Aesten herabwachsenden, stammähnlichen Stützwurzeln. Wie alle Hemiepiphyten, keimt der Banyan auf einem Baumaste und hat anfangs nur solche Nährstoffe zur Verfügung, wie sie auf der Rinde des Tragastes sich befinden. Hat derselbe aber seine Nährwurzeln entwickelt, so geht der stützende Baum im

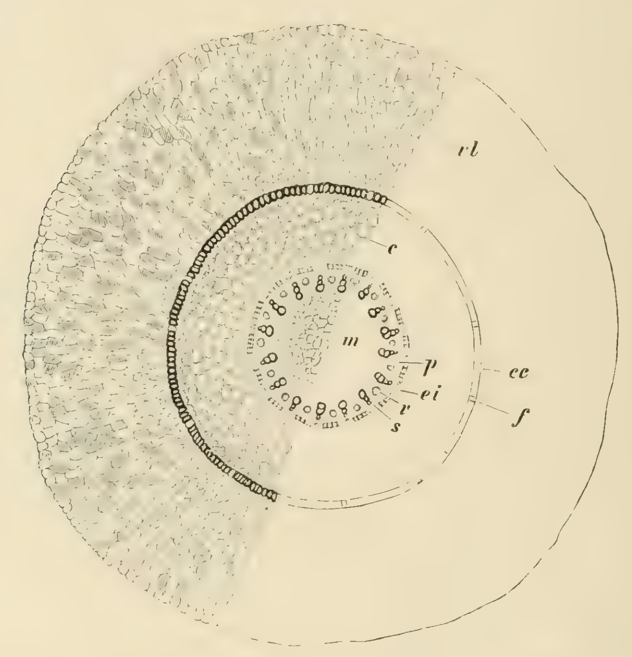


Fig. 161. Querschnitt durch die Luftwurzel von Dendrobium nobile. *vl* Velamen, *ee* Exodermis, *f* Durchgangszellen derselben, *c* Rinde, *ei* Endodermis, *p* Pericykel, *s* Gefässtheile, *v* Siebtheile, *m* Mark. Vergr. 28. Nach Strasburger.

Schatten des sich nun rasch vergrössernden Gastes bald zu Grunde, so dass ohne die Entwickelungsgeschichte die einstige Anwesenheit eines solchen nicht mehr vermuthet werden würde.

Wie viele andere baumartige Formen dieser Gruppe ist derselbe eigentlich ein Epiphyt nur in der Jugend. Hat derselbe seine Nährwurzeln entwickelt, die hier säulenartig ausgebildet sind und sehr dick werden, und ist der ursprüngliche Wirthsbaum zu Grunde gegangen, so stellt der Banyan ein ganz selbständiges Gewächs dar. Immer neue Nährwurzeln, — die hier gleichzeitig Stützwurzeln sind, — werden von der in horizontaler Richtung wachsenden Krone ausgebildet, wodurch die erwähnte Säulenhalle zu Stande kommt. Bei den meisten hierhergehörigen Epiphyten, deren Nährwurzeln



Fig. 162. Ficus bengalensis im Botanischen Garten zu Buitenzorg. In der Mitte Asplenium nidus als Epiphyt. Nach einer Photographie.

keine mechanischen Funktionen zu verrichten haben, bleiben letztere weich und biegsam.

Das Sammeln von Humus, das das Charakteristische der Nestepiphyten bildet, geschieht auf verschiedene Art. Bald sind es die Wurzeln, welche zu einem mächtigen, schwammartigen Gerüst verflochten, die herabfallenden Blätter und dgl. auch nach ihrer Zersetzung festhalten, so bei manchen Orchideen (Fig. 163), bald schliessen die rosettenartig gebildeten Blätter unterwärts zu einem Trichter zusammen, wie bei Asplenium nidus (Fig. 139), wo letzterer ungeheure Dimension erreicht, bei vielen anderen Farnen und bei dem habituell sehr ähnlichen



Fig. 163. Grammatophyllum speciosum (Orchidee). Nest-Epiphyt mit negativ geotrop. Wurzeln. Nach einer Photographie von Herrn Dr. G. Karsten (Hort. Bogor).

Anthurium Hügelii Westindiens. Auch hier pflegt, namentlich bei dem erwähnten Anthurium und bei den Orchideen, eine Differenzirung des Wurzelsystems vorhanden zu sein, indem die einen Glieder desselben, des Geotropismus entbehrend und sehr fest gebaut, wesentlich gerüstbildend sind oder als Haftwurzeln wirken, während zahlreiche dünne Seitenwurzeln zenithwärts wachsen, derart, dass die Oberfläche des Wurzelnestes wie von zahllosen Nadeln gespickt erscheint (Fig. 163). Diese letzteren Wurzeln sind, im Gegensatz zu beinahe allen übrigen Wurzelgebilden, negativ geotropisch, eine ökologische Folge des Umstandes, dass die Nährstoffe, namentlich das Wasser, nicht von unten, sondern von oben kommen.

In anderen Fällen sind entweder sämmtliche Blätter oder ein Teil derselben als „Nischen“ ausgebildet, indem sie eine derartige Stellung gegen den Stamm annehmen, dass sie mit demselben eine Höhlung bilden, in welcher Humus sich ansammeln kann. Entweder bildet jedes Blatt eine Nische für sich oder es nehmen mehrere Blätter an der Bildung einer Gesammtnische theil. Bei manchen Arten ist eine



Fig. 164. Platycerium grande, Nest-Epiphyt mit Nischenblättern. Pasoeroean, Ost-Java. Nach einer Photographie von Herrn J. Kobus.

Differenzirung eingetreten in Nischenblätter, welche die Function der Assimilation nur untergeordnet und kurze Zeit verrichten und assimilirende, mit ganz anderen Eigenschaften ausgerüstete Laubblätter.

Die merkwürdigsten Beispiele von Nischenblättern zeigen sich bei der Farngattung Platycerium (Fig. 164), wo die Nischenblätter, ungestielt und breit, der Baumrinde unterwärts dicht anliegen, oberwärts aber

eine Nische bilden, während die gestielten, schmalen, gabelig verzweigten Laubblätter schlaff herabhängen.



Fig. 165. Nidularium Innocentii. Ein Cisternepiphyt aus Brasilien. $^1/_2$ nat. Gr.

Die epiphytischen Bromeliaceen, die namentlich zu den Gattungen Tillandsia, Vriesea, Aechmea und Nidularium gehören, besitzen in der

Mehrzahl der Fälle rosettenartige Laubsprosse, deren steife Blätter, unterwärts löffelartig erbreitert sind und derart zusammenschliessen, dass sie als wasserdichte Cisternen das Regenwasser aufsammeln, von welchem bei grösseren Formen manchmal ein ganzes Liter sich über den unvorsichtigen Sammler ergiesst; ausserdem enthalten sie, ähnlich wie die weniger dichten Blatttrichter der dritten Gruppe, allerhand Detritus mineralischen, vegetabilischen und thierischen Ursprungs, der wie das üppige Wachsthum der Pflanzen zeigt, ein kräftiges Nährsubstrat darstellt. Die Laubrosetten entspringen einem knorrigen, kurzen Axensystem, welches durch dünne und kurze, aber drahtzähe Wurzeln dem Substrat befestigt ist (Fig. 165).

Die Wurzeln bestehen beinahe ausschliesslich aus dickwandigen Fasern und spielen bei der Ernährung, wie experimentell nachweisbar, keine Rolle. Die Aufnahme der Nährstoffe geschieht vielmehr lediglich durch die Blätter und zwar durch Vermittelung schildför-

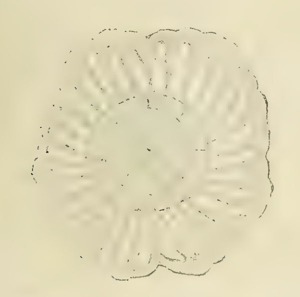


Fig. 166. Haarschuppen von Vriesea. Vergr. 340.

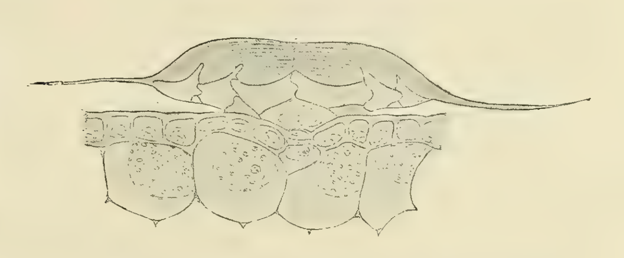


Fig. 167. Tillandsia usneoides. Schuppenhaar. Vergr. 375.

miger Schuppenhaare (Fig. 166), die namentlich an der erbreiterten, gewöhnlich unter Wasser befindlichen Basis des Blattes vorhanden sind. Bei Fehlen von Wasser an der Blattoberfläche führen diese Haarbildungen nur Luft; jeder Wassertropfen wird aber sofort von ihnen aufgesogen, ähnlich wie vom Velamen der Orchideen und gelangt, wie bei diesem, durch die Thätigkeit plasmareicher Durchlassstellen in das Innere des Blattes (Fig. 167).

Von diesem Typus, der sich namentlich rein bei Arten von Vriesea, Aechmea, Nidularium zeigt, weichen manche Tillandsia-Arten nicht unwesentlich ab, namentlich Tillandsia usneoides (Fig. 168, 169). Dieser merkwürdigste aller Epiphyten, welcher im tropischen und subtropischen Amerika die Bäume oft ganz umschleiert, besteht aus oft weit über meterlangen, fadendünnen Sprossen, mit schmalen, grasartigen Blättern, die nur in der ersten Jugend durch früh vertrocknende schwache Wurzeln an der Rinde befestigt sind. Ihren Halt verdanken sie dem Umstand, dass die Basaltheile der Axen die Stammzweige

umwinden. Ueber und über sind die Sprosse von Schuppenhaaren bedeckt, die in Bau und Verrichtungen mit denjenigen anderer Bromeliaceen übereinstimmen. Die Verbreitung der Pflanze geschieht weniger durch Samen als vegetativ dadurch, dass abgerissene Sprosse durch den Wind oder durch Vögel, die sich derselben gerne als Material zum Nestbau bedienen, fortgetragen werden.

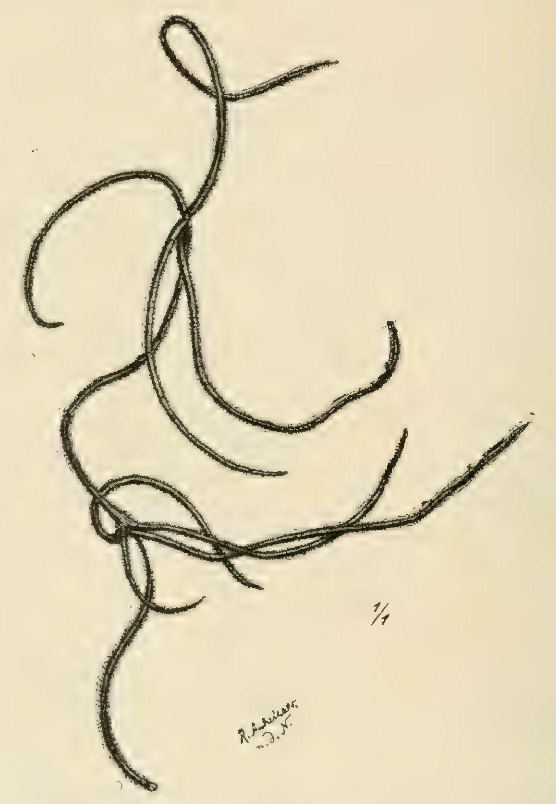


Fig. 169. Fragment eines Sprosses von Tillandsia usneoides in natürlicher Grösse.

Wiesner hat im Orchideenquartier des botanischen Gartens zu Buitenzorg Lichtbestimmungen vorgenommen. Die daselbst cultivirten Orchideen befinden sich auf Stämmen von Plumiera-Arten, im Schatten hochstämmiger Bäume von Evia acida D. C. Die Helligkeit im Orchideenquartier betrug durchschnittlich 1/10.8 des gesammten Tageslichtes, das diffuse Vorderlicht an den Stämmen der Plumiera-Bäume durchschnittlich 1/60—1/65 des gesammten Tageslichtes (I max. = 0.025—0.023.) Bei Sonnenbeleuchtung stieg die Intensität des

Fig. 168. Zweig von Tillandsia usneoides. 1/5 nat. Gr.

Oberlichtes auf 1/4.7—1/7.7 des gesammten Tageslichtes (I max = 0.319—0.194).

Folgende Orchideen befanden sich in guter Entwickelung: Agrostophyllum javanicum Bl., Eria ornata Lindl., Spathoglossis plicata Bl., Thelasis carinata Bl. Andere dagegen schienen unter dem Mangel einer hinreichenden Lichtintensität zu leiden (Thelasis elongata Bl., Dendrobium acuminatissimum Lindl., Coelogyne Rochussenii T. et B., C. Lowii Pont., C. macrophylla Pont., Vanda tricolor Lindl., Oncidium ampliatum Lindl.).

Diese Orchideen sind nach der Art der Ausbreitung ihrer Organe vor Allem auf Oberlicht angewiesen.

Das gleiche gilt von mehreren epiphytischen Farnen. Das weit verbreitete und sehr häufige Asplenium nidus kommt bei sehr verschiedenen Intensitäten der Beleuchtung vor. Wiesner constatirte für dasselbe: L = 1/4 bis 1/38 (I max = 0.4—0.042).

Diejenigen Epiphyten, deren vegetative Organe der Rinde flach aufliegen, sind auf Vorderlicht angewiesen. So kommt das in dem Garten von Buitenzorg sonst überaus häufige Taeniophyllum Zollingeri Reichb. fil., eine kleine laublose Orchidee mit assimilirenden der Rinde angedrückten Wurzeln, in Folge zu schwachen Vorderlichts, im Orchideenquartier nicht vor. Wiesner hat über das Licht-



Fig. 170. Blatt von Kibessia azurea mit zahlreichen epiphyllen Flechten übersäet. Nat. Gr. Nach Stahl.

bedürfniss dieser Pflanze zahlreiche Beobachtungen angestellt und in folgender Tabelle mitgetheilt:

	L.	I max.	I med.
Grenzen der Entwickelung . .	1/3—1/32	0.533—0.050	0.166—0.015
Ueppigste Entwickelung . . .	1/7—1/9	0.228—0.177	0.071—0.055
Verkümmerung in Folge zu geringer Lichtintensität . . .	1/32	0.050	0.015
Verkümmerung in Folge zu hoher Lichtintensität	1/2—1/3	0.811—0.533	0.251—0.166
Blüthen wurden beobachtet . .	1/5—1/8	0.320—0.205	0.101—0.062

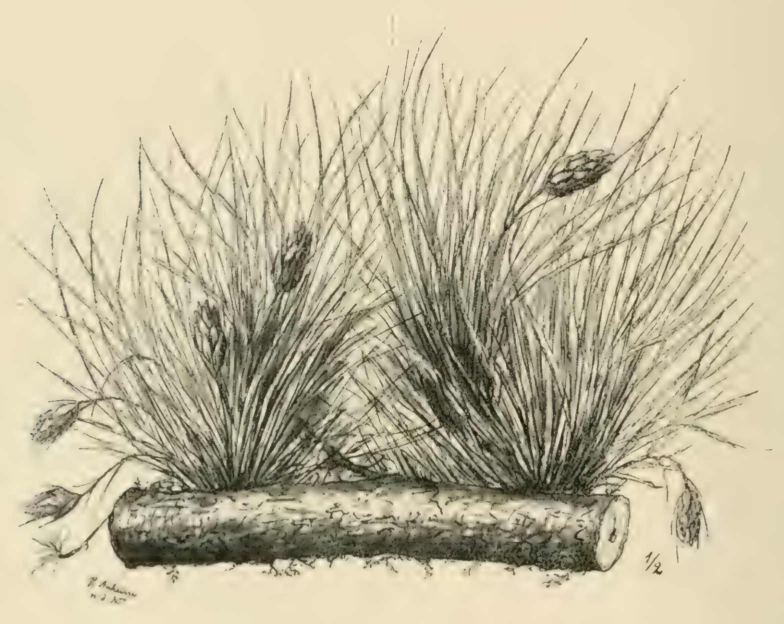


Fig. 171. Tillandsia stricta var. Schlumbergeri, ein ausgesprochen xerophiler und lichtbedürftiger Epiphyt Südbrasiliens. $^{1}/_{2}$ nat. Gr.

Ausser den im Vorhergehenden ausschliesslich behandelten phanerogamischen und farnartigen Epiphyten besitzt der tropische Urwald auch solche unter den Algen, Pilzen, Flechten und Moosen und manche dieser Gewächse, namentlich unter den Lebermoosen, zeigen ebenfalls eine hochgradige Anpassung an das Substrat. Während das Auftreten solcher niederen Krytogamen auf der Baumrinde auch in temperirten Wäldern und zwar in weit grösserem Umfange als in den tropischen sich zeigt, ist das Vorkommen derselben als Epiphyllen, also epiphytisch auf Laubblättern (Fig. 170), anscheinend auf die letzteren beschränkt. Epiphyllen sind namentlich auf alternden Laubblättern in sehr feuchten Regenwäldern ganz gewöhnliche Erscheinungen.

Die epiphytischen Gewächse eines Urwaldbaumes sind von der Basis bis zu den Gipfelästen nicht gleichartig, sondern weisen eine wohl ausgeprägte Differenzirung auf. Unten am Stamme sind manche Arten noch mit dem Boden gemeinschaftlich (Hymenophyllaceen, kletternde Araceen, Carludovica u. a.); mit steigender Höhe schwinden solche indifferenten Formen und der dem Regenwald sonst fremde xerophile Charakter nimmt mit der wachsenden Anpassung an epiphytische Lebensweise

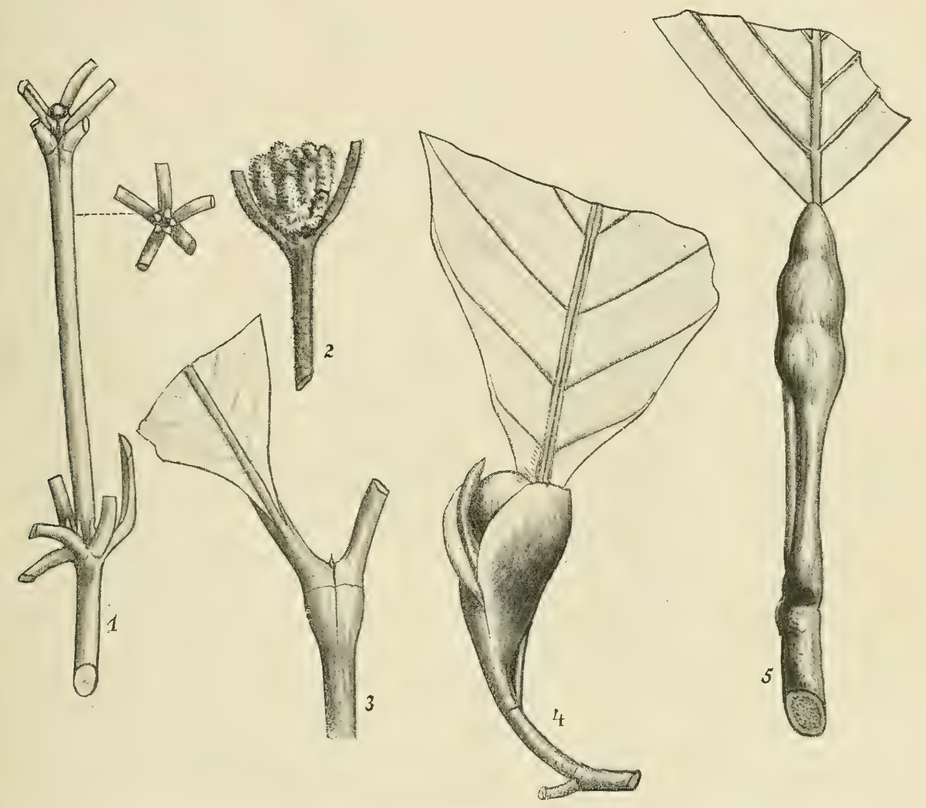


Fig. 172. Laubknospen tropischer Holzgewächse (alle aus dem Botanischen Garten zu Buitenzorg). *1* Alstonia verticillata. *2* Tectona Hamiltonii. *3* Garcinia ferrea. *4* Dillenia ochreata. *5* Wormia triquetra. Nat. Gr. R. Anheisser del.

zu (Fig. 171), sodass diejenigen Arten, welche gelegentlich auf dem Boden vorkommen, an sehr trockene Standorte und zum Theile an starke Beleuchtung gebunden erscheinen. Die Epiphyten der höchsten und daher am stärksten bestrahlten Aeste sind mit denjenigen identisch, die die atmosphärische Flora der lichten Gehölze und der Savannen trockener offener Gebiete bilden. Desgleichen gehen nach der partiellen Ausrodung des Waldes die Epiphyten der unteren Theile der stehen-

gebliebenen Bäume zu Grunde, während diejenigen der Wipfel sich allmählich nach unten ausbreiten und den ganzen Baum in Beschlag nehmen.

Verschiedene Baumarten zeigen manchmal Unterschiede ihrer epiphytischen Flora. So werden die Farnbäume und der im tropischen Amerika sehr verbreitete Calebassenbaum (Crescentia Cujete) in auffallender Weise bevorzugt; ja, gewisse Arten, wie Trichomanes sinuosum im tropischen Amerika, kommen anscheinend nur auf den ersteren vor.

§ 5. **Die Knospen.** Die Laubknospen der Holzgewächse im Regenwalde weisen einen scharfen Unterschied, je nachdem sie sich im activen oder im ruhenden Zustande befinden, nicht auf. Der Typus der Winterknospen, mit ihrer mächtigen, trockenen Schuppenhülle und reichen Gliederung ist dem immerfeuchten Walde fremd, während er in trockenen Wäldern und Savannen wieder auftritt.

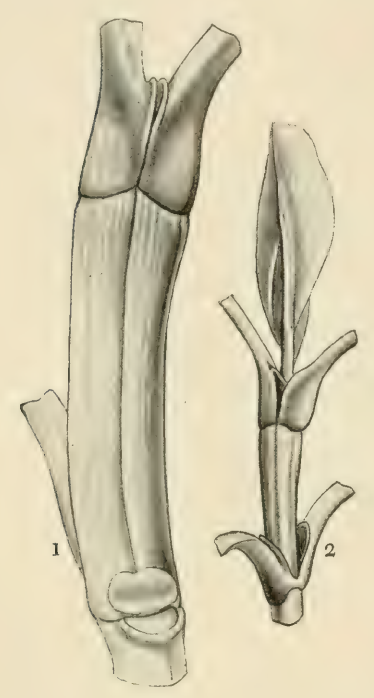


Fig. 173. *1* Gipfelknospe von Tabernaemontana dichotoma. *2* Junger Zweig von Clusia grandiflora (?). Nach P. Groom.

Die Ruheknospen sind im Regenwalde in der Regel sehr klein, häufig ohne jede Bedeckung durch Schuppen und ohne Schutz durch andere Pflanzenglieder; sie sind dann allerdings oft von dichter brauner Behaarung oder von einer Art Firniss überzogen. Ihre Umwandlung in active Knospen beschränkt sich für das Auge darauf, dass ihre Theile zu wachsen beginnen.

In anderen Fällen sind sowohl die activen, wie die ruhenden Knospen behüllt. Solche Hülle ist beinahe stets krautig-saftig und wird von Nebenblättern oder von den Stielen der nächst älteren Blätter gebildet.

Kleine behaarte, aber sonst unbedeckte Knospen habe ich im Botanischen Garten zu Buitenzorg bei folgenden Holzpflanzen beobachtet: Calophyllum tomentosum, Viburnum sundaicum, Rottlera tinctoria, Chrysophyllum Cainito, Sideroxylon firmum, Ardisia fuliginosa, Diospyros subtruncata, Maba Ebenus, Pterospermum, Heyneamum, Sterculia-Arten, Schima Noronhae, Thea cochinchinensis, Flacourtia Ramentschi, Capparis Heyneana, Nothopegia colebrookiana, Bl., Cinnamomum sericeum, Ryparia caesia, Cluytia oblongifolia, Coelodepas bantamensis, Tetranthera chrysantha, Tectona Hamiltoniana. Viele dieser Pflanzen haben im ausgewachsenen Zustande unbehaarte Blätter.

Unbedeckte Knospen mit Firnissüberzug sind weit weniger häufig. Ich fand sie im Garten zu Buitenzorg bei: Tabernaemontana pentasticha, Achras Sapota. Schutz durch Nebenblätter sah ich ausser bei den Artocarpeen, Urticaceen, Piperaceen, Rubiaceen noch bei Wormia ochreata, Tabernaemontana sp., Phyllanthus ceylanicus. — Treub und Potter haben mehrere derartige Fälle beschrieben, letzterer hat auch Abbildungen geliefert. Entfernung der schützenden dütenförmigen Stipulae bedingt nach dem letzteren bei Artocarpus incisa Verkümmerung der eingeschlossenen Blätter. Bei Canarium zeylanicum Bl. entwickeln sich die schuppenförmigen Stipulae schneller als die Spreite und umhüllen die Knospe. Bei mehreren Wormia-Arten ist die Knospe von flügelartigen Auswüchsen des Blattstiels eingeschlossen (Fig. 172,*5*).

Sehr eigenartig sind die bei einigen Holzgewächsen vorkommenden Kammern zwischen den Blattstielen der nächst älteren in solchen Fällen stets in zwei- oder mehrgliedrigen Quirlen stehenden Blättern. Sie

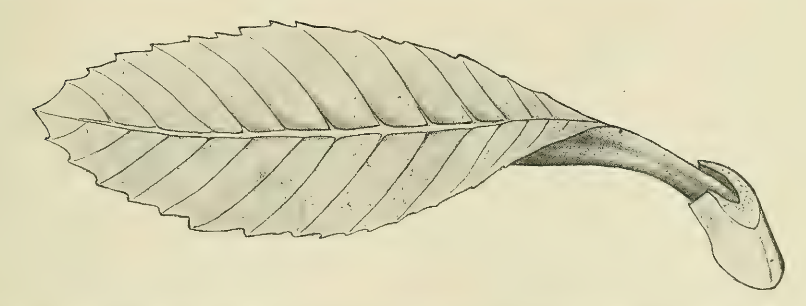


Fig. 174. Wormia Burbidgei. Blatt mit in der Scheide verborgener Knospe. Nach P. Groom.

entstehen durch Verkleben der unteren Blattstielränder und sind oberwärts mit einem Spalt versehen, aus welchem das zunächst ganz verborgene Sprossende nach einiger Zeit hervorragt.

P. Groom hat derartige Bildungen beschrieben und abgebildet (Fig. 173 und 174). Ich habe einen ähnlichen Modus des Knospenschutzes beobachtet (Hort. Bogor.) bei Calpicarpum Roxburghii, Alstonia verticillata (Fig. 172, *1*), Garcinia Livingstonii und G. ferrea (Fig. 172, *3*). Am auffallendsten ist die Erscheinung bei Alstonia. Die Kammer ist hier von den Blattstielbasen der vier Blätter des Quirls gebildet und ihre Oeffnung durch einen kugeligen Harztropfen verdeckt.

Die Stipulae- und Blattstielkammern enthalten im Innern eine aus harzigen oder schleimigen Stoffe oder einem Gemenge beider bestehende, von Colleteren ausgeschiedene Flüssigkeit, die als Schutzmittel aufgefaßt wird. Näheres darüber hat Groom mitgetheilt.

Merkwürdiger als die Structur der Laubknospen selbst ist in vielen Fällen die Art ihrer Entfaltung. Treub hat mit vollem Rechte

sagen können: Die Bäume schütten die Blätter aus. Es gehört zu den überraschendsten Erscheinungen der tropischen Vegetation, dass



Fig. 175. Brownea hybrida mit hängenden jungen Zweigen. Botan. Garten zu Buitenzorg. Nach einer Photographie von Herrn Dr. M. Treub.

bei vielen Bäumen die jungen Blätter (z. B. Theobroma Cacao, Mangifera indica Fig. 177), oder ganze junge Sprosse (z. B. Brownea hybrida Fig. 175, Amherstia nobilis Fig. 176 und andere Caesalpiniaceen) noch

nachdem sie ihre definitive Grösse erreicht haben, quastenartig schlaff herabhängen und dabei meist noch des Chlorophylls entbehren, so dass sie durch weisse oder rosenrothe Färbung vom grünen Laube abstechen. Die Vertikalstellung ist bei den Hängesprossen lediglich durch fehlenden Turgor, bei den Hängeblättern gleichzeitig durch active Krümmung der Blattpolster bedingt.



Fig. 176. Zweig von Armherstia nobilis mit hängenden jungen Seitenzweigen. Botanischer Garten zu Buitenzorg. Nach einer Photographie des Herrn Dr. Treub.

Die herabhängenden Blätter erhalten ihre definitive Differenzirung erst, nachdem sie ihr Flächenwachsthum abgeschlossen haben. Dann tritt das Chlorophyll in den bisher farblosen und kleinen Chromatophoren auf, während sich das anfangs homogene Mesophyll in Palissaden- und Schwammparenchym differenzirt und seine zarten Wände verstärkt. Diese Vorgänge sind vom allmählichen Eintritt der Turgescenz und Gewebespannung begleitet.

Sämmtliche Autoren, die die eben geschilderte Erscheinung behandelt haben, haben dieselbe, wohl mit Recht, zu den Schutzmitteln

gerechnet. Ueber die Natur der abzuwehrenden Gefahr gehen jedoch die Ansichten auseinander, indem dieselbe in zu starker Beleuchtung (Wiesner), in zu grosser Erhitzung (Potter), in mechanischer Beschädigung durch heftigen Regen (Stahl) oder gleichzeitig in verschiedenen Factoren (Haberlandt) erblickt wird. Entscheidende Versuche wurden noch nicht angestellt.

Stahl, der sich mit den Hängeblättern und Hängezweigen besonders eingehend beschäftigt hat, erwähnt sie u. a. für Monstera deliciosa, Mangifera indica, Theobroma Cacao, Durio zibethinus, Quercus glaberrima, Acer laurifolium u. a., demnach für Bäume aus sehr verschiedenen Verwandtschaftskreisen. Dagegen sind Stahl, ebenso wie mir, die Hängezweige nur für Caesalpiniaceen bekannt (Amherstia nobilis, Arten von Brownea, Jonesia, Maniltoa, Humboldtia, Cynometra).



Fig. 177. Zweigspitze von Mangifera indica. Die jungen Blätter schlaff herabhängend. $^1/_2$ nat. Gr. Nach Stahl.

Hängeblätter und Hängezweige kommen keineswegs bei der Mehrzahl der Holzgewächse des Urwalds vor, sondern wohl nur bei einer Minderzahl von Arten, zu welchen allerdings eine Anzahl Nutz- und Zierbäume gehören, so dass die Erscheinung allgemein auffällt.

In vielen Fällen unterscheidet sich die Art der Sprossenentwickelung in nichts wesentlichem von derjenigen der Holzgewächse temperirter Zonen. Doch ist wohl häufiger als bei uns ein Schutz der jungen Glieder erkennbar, sei es durch reiche Behaarung oder durch Verticalstellung der Blätter oder auch dadurch, dass sie sich unterhalb des älteren Laubes ausbilden. Viele diesbezügliche Angaben befinden sich in den citirten Arbeiten von Potter, Stahl, Wiesner.

Die vortrefflichen Untersuchungen Raciborski's über die Structur der Blüthenknospen wurden zum Theile an tropischen Gewächsen angestellt; charakteristische, auf das Klima zurückzuführende Unterschiede derselben den Blüthenknospen in anderen Zonen gegenüber werden nur in geringer Zahl erwähnt. Doch scheint die eigenthümliche Erscheinung, dass Blüthenknospen sich bis kurz vor der Anthese in Wasser befinden oder in ihrem Kelche Wasser

enthalten, auf die feuchten tropischen Gebiete beschränkt zu sein. So fand ich die kahnförmigen Deckblätter der Inflorescenzen von Heliconia Bihai (Fig. 178) und Heliconia caribaea in Westindien stets voll Regenwasser; die Blüthenknospen befanden sich unter dem Wasserniveau, erhoben sich aber kurz vor dem Oeffnen unter scharfer Krümmung über

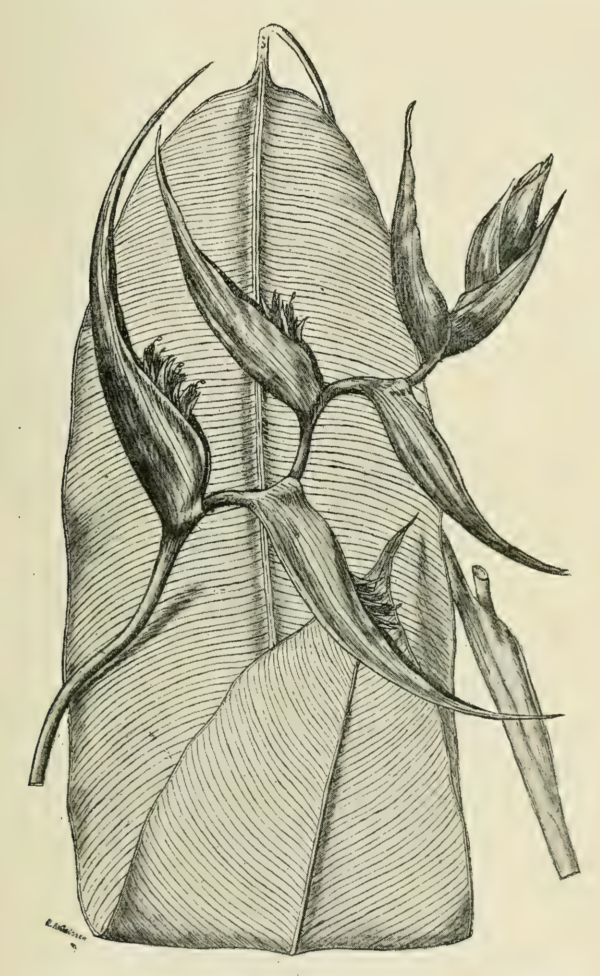


Fig. 178. Heliconia Bihai, mit kahnförmigen wasserhaltigen Bracteen. $^1/_2$ nat. Grösse. Nach Flora Brasiliensis.

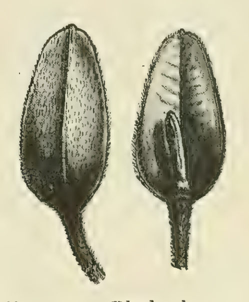


Fig. 179. Blüthenknospen von Mendozia Vellosiana von dem verklebten und mit Wasser gefüllten Bracteenpaar umhüllt. Blumenau, Süd-Brasilien.

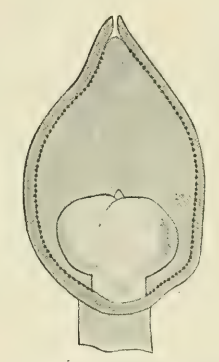


Fig. 180. Wasserkelch einer Frucht von Clerodendron Minahassae. Nat. Grösse. Nach Koorders.

dasselbe. In ähnlicher Weise sah ich den zwischen den Hochblättern nistenden kurzen Blüthenstand von Nidularium-Arten (Fig. 165) stets untergetaucht in einer vom Regen und Thau gespeisten Cisterne, aus welcher die offenen Blüthen einzeln hervorragten. Die kahnförmigen Bracteen der langen, zweizeiligen Blüthenstände von Vriesea-Arten (z. B. Vriesea incurvata) enthalten eine schleimige Flüssigkeit, welche die

Knospe vollkommen umgiebt und wahrscheinlich von der Pflanze secernirt wird. Letzteres gilt unzweifelhaft von der ebenfalls schleimhaltigen Flüssigkeit, die sich in dem sackartig verwachsenen, die Blüthenknospen gewisser Acanthaceen umhüllenden Bracteenpaare ansammelt und so prall ausfüllt, dass sie beim Durchstechen mit Gewalt hervorspritzt (Fig. 179). Die Blüthenknospen mit wasserhaltigem Kelche wurden zuerst von Treub für Spathodea campanulata beschrieben und haben durch Koorders eine ausführliche und abschliessende monographische Bearbeitung erfahren, die eine Fülle interessanter Einzelheiten, namentlich über die secernirenden Hydathoden ans Licht brachte. Die Zahl der Arten mit Wasserkelchen ist eine geringe und, soweit bekannt, beschränkt auf Vertreter der Familien der Bignoniaceen, Solanaceen, Verbenaceen, Scrophulariaceen und Zingiberaceen, zusammen 13 Arten, während wasserhaltige Bracteen sehr häufig sind.

§ 6. **Cauliflorie.** Während in den temperirten Zonen Blüthen nur an diesjährigen, seltener an vorjährigen Zweigen, an den älteren Aesten und Stämmen von Holzgewächsen aber nur bei wenigen Arten, wie Cercis siliquastrum erscheinen, ist Cauliflorie, d. h. Blüthenbildung am alten Holze in den immerfeuchten tropischen Wäldern nicht selten. Sie kommt dadurch zu Stande, dass ruhende axilläre Knospen sich nach mehreren bis vielen Jahren weiter entwickeln und die Rinde durchbrechend, ihre Blüthen frei enthalten (Fig. 181 u. 182).

Cauliflore Blüthen zeigen sich bald nur am Stamme, bald nur an den Aesten, bald, und dieses ist der häufigere Fall, an Stamm und und Aesten zugleich. Eine und dieselbe Art ist entweder stets oder nur theilweise cauliflor.

Ausschliessliche Stammcauliflorie beobachtete ich z. B. auf Java,[1]) bei Aristolochia barbata H. B., Saurauja cauliflora, Parmentiera cereifera, Kadsura-Arten, Cynometra cauliflora, Diospyros stricta etc. Nur an den Aesten beobachtete ich die Erscheinung bei Jonesia minor, Epicharis sericea, Flacourtia inermis, Evodia Batjan, Actinodaphne sp., Kibara coriacea, Saurauja nudiflora.

Natürlich ist es keineswegs ausgeschlossen, dass die Arten der ersten Reihe gelegentlich auch an alten Aesten Blüthen erzeugen und umgekehrt. Constant halte ich das bezügliche Verhalten nur für die beiden Saurauja-Arten, die ich in zahlreichen Exemplaren untersuchte.

An Stamm und Aesten zugleich fand ich das Durchbrechen der Rinde durch Blüthen bei Theobroma Cacao, Crescentia Cujete, Artocarpus integrifolia, Covellia lepicarpa, Sterculia rubiginosa, Oreocnide major, Diospyros sp., Averrhoa Bilimbi etc. Sehr eigenartig ist die Cauliflorie bei Stelechocarpus Burahol, einem Bäumchen aus der Familie der Anonaceen, wo die weiblichen

---

[1]) Wo keine Autoren erwähnt sind, handelt es sich um die Namen auf den Etiketten des Botanischen Gartens zu Buitenzorg.



Fig. 181. Ein cauliflorer Baum. Permentiera cereifera, in Frucht Cult. auf Ceylon. Nach einer Photographie.

Blüthen büschelförmig aus dicken Warzen des Stammes entspringen, während die kleineren männlichen aus den Achseln kürzlich abgeworfener Blätter der Zweige hervorspriessen. Bei Taxotrophis javanica hingegen fand ich die männlichen Blüthen entschieden cauliflor, die weiblichen dagegen an jungen Zweigen, in Blattachseln.

Die Cauliflorie schliesst entweder die Bildung von Blüthen an jungen Zweigen aus, — wie in den vorhin zusammengestellten Fällen, — oder

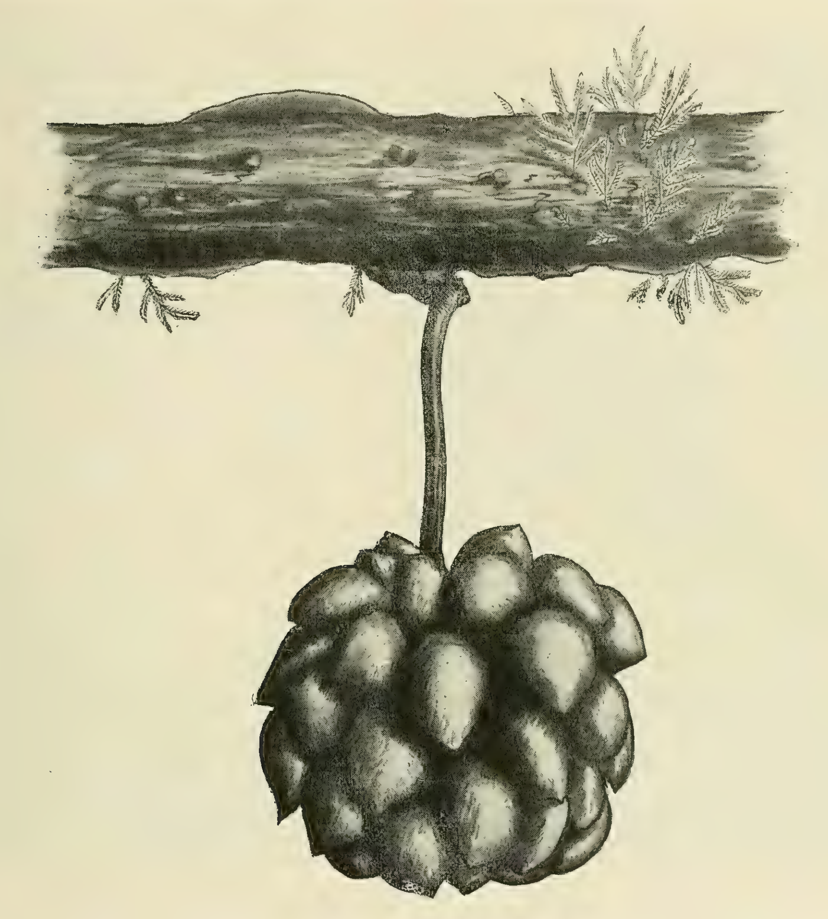


Fig. 182. Kadsura cauliflora. Javanische Liane in Frucht. Nat. Gr. R. Anheisser del.

die Blüthen können sowohl auf der alten Rinde wie an jungen Zweigen auftreten. Manchmal stellt die Cauliflorie sogar nur eine gelegentliche Erscheinung dar.

Solche nicht ausschliesslichen oder gelegentlichen Caulifloren sind z. B.: Saurauja pendula, Ficus cuspidata, Capura alata, Medinilla laurifolia, Drimyspermum longifolium, Oreocnide major, Sterculia rubiginosa, Brownea coccinea etc.

Alle möglichen Uebergänge verbinden die typische Cauliflorie mit der Erzeugung von Blüthen an jungen Zweigen. So sind eine Anzahl

Arten nur an relativ noch jungen Aesten cauliflor, z. B. Flacourtia inermis, Evodia Batjan. In anderen Fällen zeigen sich die Blüthen an der entblätterten Basis von Laubtrieben, deren oberer Theil Blätter trägt, z. B. bei Lasianthus-Arten, Goniothalamus Tapis, Gonocaryum myrospermum. Bei verschiedenen krautigen Gewächsen zeigen sich die Blüthen nur in den Achseln abgeworfener Blätter, so bei Campelia



Fig. 183. Ficus „Minahassae." Cauliflor. Botanischer Garten zu Buitenzorg. Nach einer Photographie des Herrn Dr. Treub.

marginata, Agalmyla staminea, Cyrtandra nemorosa. Nach Johow treten die Blüthen bei verschiedenen Sapotaceen nur an zweijährigen, entblätterten Zweigtheilen auf.

Die räumliche Trennung der vegetativen und reproductiven Functionen — denn um eine solche handelt es sich hier — zeigt sich noch auffallender, als in der eigentlichen Cauliflorie, da wo besondere, unbelaubte oder sehr schwach belaubte aus dem Stamme

und den dicksten Aesten entspringende Zweige allein fertil sind, während die Krone rein vegetativ bleibt. Solche Zweige umhüllen z. B. lianenartig den hohen Stamm von Couroupita guianensis und tragen die kopfgroßen kugeligen Früchte.

Bei Ficus „sp. Minahassae“, (Fig. 183) entspringen aus dem Stamm und den dicksten Ästen dünne, ruthenartige schuppenblätterige Zweige, an welchen kleine Feigen köpfchenartig gruppiert sind. Bei Ficus rhizocarpa entspringen solche Zweige nur dicht am Boden.[1]) Bei der von Eichler näher untersuchten Anona rhizantha sind die fertilen Zweige an ihrer Basis unterirdisch und ragen nur mit den blühenden Spitzen aus dem Boden hervor.

Warum die Cauliflorie so viel häufiger in den Tropen als in den temperirten Zonen auftritt, ist häufig erörtert und gewöhnlich mit den Bedingungen der Bestäubung in Zusammenhang gebracht worden. Mir erscheint es am wahrscheinlichsten, daß sie auf die schwächere Entwickelung oder geringere Zähigkeit der Rinde zurückzuführen ist. Dafür spricht auch der Umstand, dass sie in trockenen Gebieten, wo die Rinde eine beträchtliche Entwickelung und großen Faserreichthum erhält, sehr selten ist.

§ 7. **Saprophyten und Parasiten.** Saprophytische Pilze scheinen im Humus tropischer Regenwälder, wenn Alf. Möller's Beobachtungen in Süd-Brasilien allgemeine Geltung beanspruchen dürfen, noch reichlicher als in unseren Wäldern zur Entwickelung zu gelangen. „Niemals“, sagt der genannte Forscher, „drängt sich uns das Wirken des zwischen Thier- und Pflanzenreich mitten innen stehenden Pilzreichs so unmittelbar auf, wie hier im tropischen Walde, wo die dauernde Feuchtigkeit und Wärme fortwährend jene Organismen in einem Grade zur äusseren Erscheinung ruft, wie er bei uns nur ausnahmsweise, nach warmen Regentagen erreicht wird.“[2])

Dennoch tritt, wie früher erwähnt wurde, die saprophytische Pilzvegetation der Tropenwälder weit weniger in die Augen, als in den kühlen Wäldern höherer Breiten, indem sie sich ganz vorwiegend aus kleinen bis mikroskopischen Formen zusammensetzt und wenige grosse Hutpilze aufweist. Dass es aber an sehr auffallenden und grossen Pilzgestalten unter den tropischen Humusbewohnern nicht fehlt, hat Alf. Möller in seinen mycologischen Beiträgen aus Süd-Brasilien[3]) nachgewiesen.

Die phanerogamischen Saprophyten sind der Artenzahl nach weit zahlreicher zwischen den Wendekreisen als ausserhalb derselben und

---

[1]) Beide Arten beobachtete ich in Buitenzorg.

[2]) I, S. 3.

[3]) II—IV.

ganz vorwiegend Bewohner der feuchtesten und schattigsten Regenwälder. Jedoch spielen sie auch dort für das Auge niemals eine hervortretende Rolle, was allerdings theilweise damit zusammenhängt, dass die häufigsten Arten meist sehr klein und zart sind, so dass sie auch bei grosser Anzahl wenig in die Erscheinung treten. Die wenigen grösseren Formen — solche von der Grösse unserer Neottia und sogar von Monotropa sind dazu zu rechnen — kommen, soweit meine Beobachtungen reichen, nur vereinzelt vor, während manche der kleinen gesellig wachsen und strichweise reichlich auftreten, wie die Orchidee Wullschlägelia aphylla und die Burmanniacee Apteria setacea auf Dominica, die Gentianacee Voyria trinitatis auf Trinidad, die nicht ganz chlorphyllfreie Lecanorchis javanica und Burmannia (Gonyanthes) candida auf Java. Doch sind das vereinzelte Vorkommnisse. Ich bin oft stundenlang durch den tropischen Regenwald in Amerika und Java gestreift, ohne einen einzigen phanerogamischen Saprophyten zu erblicken.

Die Saprophyten des tropischen Regenwaldes kommen sowohl auf festem, vorwiegend mineralischem, aber von Humuslösungen durchtränktem Mineralboden als auf lockerem wenig zersetzten Mull vor und auf noch zusammenhängenden, wenn auch faulenden Stämmen und Ästen. So fanden wir auf Dominica Burmannia capitata auf verwesenden Stämmen und Aesten und mein einziger Fundort des Epipogon nutans auf Java, der in Deutschland bei mir die Vorstellung von Buxbaumia indusiata, aber niemals diejenige einer saprophytischen Orchidee geweckt haben würde, war ein faulender Baumstrunk. Ich fand aber in diesem Baumstrunk, dicht bei einander wie in einem Neste, an zwanzig Exemplare des merkwürdigen Epipogon in den verschiedensten Entwicklungsstadien[1]).

Mit den Holoparasiten verhält es sich, was das für das unbewaffnete Auge sichtbare Auftreten betrifft, nicht viel anders als mit den Saprophyten, doch sind es häufiger stattliche Formen. So begegnete ich viel mehr grossen parasitischen Polyporeen auf Bäumen als grossen Humuspilzen. Unter den phanerogamischen Parasiten sind, wie unter den Saprophyten, gesellig wachsende Arten häufig. Dieses gilt z. B. in hohem Maasse von der javanischen Balanophora elongata, doch kenne ich dieselbe nur aus den hohen Gebirgsregionen, oberhalb des tropischen Klima. Dicht gedrängten Himbeeren gleich sahen wir in den dunkelen Regenwäldern des Inneren von Trinidad die braunrothen Blütenstände der Helosis guyanensis dem sonst nackten Boden entspringen.

Die wunderbarsten aller Parasiten sind bekanntlich die malayischen Rafflesia-Arten, in erster Linie Rafflesia Arnoldi auf Sumatra, deren

1) Auch das scharfe Auge des ausgezeichneten Kenners des javanischen Waldes Pa-Idang, wusste in solchen Fällen „weisse Orchideen" nicht zu entdecken.

Einzelblüthen bis 1 m im Durchmesser besitzen. Selber habe ich nur die etwas kleinere R. Patma an natürlichem Standorte beobachtet und zwar auf der kleinen südjavanischen Insel Noesa Kambangan, wo sie in einem allerdings nicht jungfräulichen, jedoch seit vielen Jahren sich selbst überlassenen Walde gesellig wächst. Ueber Standort und Vorkommen habe ich an Ort und Stelle folgende Notiz geschrieben: „Ist der schmale Gürtel des Strandwalds überschritten, so gelangt man in einen dünnen, mittelhohen Wald, der die steinigen Südabhänge ununterbrochen überzieht. Beinahe ganz ist der Boden von einer krautigen Aracee von ungefähr Meterhöhe bedeckt. An den Bäumen hängen die ungeheuer langen Seile eines Cissus, die, nach Art der meisten Lianen, mit ihrer Basis auf lange Strecken auf dem Boden kriechen. Diese oft viele Meter langen liegenden Theile der Liane sind, wie Junghuhn bereits richtig angiebt, die Träger der Parasiten. Reihenartig tragen sie die bis kopfgrossen Knospen in allen Entwickelungsstadien, abwechselnd mit verfaulten, schwarzen Blüthenresten und den leeren becherartigen Wucherungen, welche jetzt verschwundenen Blüthen als Matrix dienten. Die einzige vollkommene Blüthe, die anscheinend erst seit kurzem geöffnet ist, besitzt eine helle tabakbraune Färbung und verbreitet einen aasartigen Geruch. Insekten sind trotzdem in oder an der Blüthe nicht sichtbar.“ (Februar 1890.)

Nicht innerhalb des Regenwaldes, sondern an offeneren, helleren Standorten sind mir die auffallendsten Erscheinungen tropischen Parasitenwachsthums begegnet. Besonders merkwürdig war eine Landschaft auf der westindischen Insel Grenada, welche durch Cuscuta americana ganz beherrscht war; die meisten Bäume waren vollständig von einem leuchtend gelben Schleier überzogen, der ringsum bis zum Boden herunterhing und Sträucher und Kräuter bis zu den nächsten Bäumen verdeckte. Massenhaft treten auch an vielen Stellen, z. B. auf Java und besonders auf den benachbarten Tausend-Inseln, Cassytha-Arten als rother bis gelbgrüner Filzüberzug von Holzgewächsen und Kräutern auf.

Cuscuta enthält ein wenig Chlorophyll, Cassytha bedeutend mehr. Die Reihenfolge führt zu den belaubten Hemiparasiten, die in den Tropen nur durch Loranthaceen, aber durch zahlreiche Arten in mehreren Gattungen vertreten sind. Den Epiphyten untermischt, von welcher sie sich nur in den Wurzeln unterscheiden, tragen sie zu der Ueppigkeit, der das Geäst der Bäume bedeckenden Vegetation bei und manche von ihnen entfalten eine grossartige Blüthenpracht.

Auswahl der Literatur.

1. Allgemeine Oekologie der Regenwälder.

Berg, A. Physionomy of tropical Vegetation in South-America etc. 14 plates. London 1854.
Brandis, D. I. Suggestions regarding forest administsation in the Madras Presidency. Madras 1883.
— II. Der Wald des äusseren nord-westlichen Himalaya. Verhandl. des naturh. Vereins der preuss Rheinlande und Westfalens. Bd. 42. s. d.
— III. The forest-flora of north-west and Central India. Mit Atlas. London 1874.
Engler, A. Die Pflanzenwelt Ost-Afrikas und der Nachbargebiete. Deutsch Ost-Afrika. Bd. V. 1895.
Haberlandt, G. Eine botanische Tropenreise. Leipzig 1893.
Hooker, J. D. Himalayan Journals. London 1854.
Hooker, J. D. and Thomson. Introduct. essay to the Flora Indica. London 1855.
Humboldt, A. v. I. Ansichten der Natur.
— II. Reise nach den Aequinoctialgegenden.
Junghuhn, Fr. Java, seine Gestalt, Pflanzendecke und innere Bauart. Deutsch von Hasskarl. Bd. I. 1852.
Kittlitz. Vierundzwanzig Vegetationsansichten von Küstenländern und Inseln des stillen Oceans. 1850—1852.
Kurz, S. Preliminary report on the forest and other vegetation of Pegu. Calcutta 1875.
Martius, C. F. P. von. I. Die Physiognomie des Pflanzenreiches in Brasilien. München 1824.
— II. Tabulae physiognomicae. Flora brasiliensis I—IX. 1840 bis 1847.
Möller, A. Aus dem südbrasilianischen Urwalde. Forstliche Blätter. 1891.
Pechuel-Lösche. Die Loango-Expedition. Dritte Abtheilung. Erste Hälfte. Leipzig 1882.
Pöppig. Reise in Chile, Peru und auf dem Amazonenstrome. 2 Bde.
Saint-Hilaire, A. de. Tableau de la végétation primitive dans la province de Minas Geraes. Annales des sciences naturelles. 1831.
Schimper, A. F. W. Die Gebirgswälder Java's. Forstlich-naturwiss. Zeitschrift. 1893.
Wallace, A. R. Die Tropenwelt nebst Abhandlungen verwandten Inhalts. Deutsch von D. Brauns. Braunschweig 1879.
Warburg, O. Vegetationsschilderungen aus Südost-Asien. Engler's Botan. Jahrbücher. Bd. XVII. 1893.
Zollinger, H. Ueber Pflanzenphysiognomik, bes. diej. d. Insel Java. Zürich 1835.

2. Specielle Oekologie des Tropenwaldes.

Brown, R. An account of a new genus of plants, named Rafflesia. Transact. Linn. Soc. XIII. 1820.
Drude, O. I. Palmae. Engler-Prantl. Natürl. Pflanzenfam. II. 3. (Mit Literaturverzeichniss.)

Drude, O. II. Cyclanthaceae. Ibid. (id.)
Eichler. Jahrb. des königl. botan. Gartens zu Berlin. Bd. II.
Engler, A. I. Triuridaceae. Engler-Prantl. Natürl. Pflanzenfamilien. II. 1. (id.)
— Araceae. Ibid. II. 3. (id.)
— II. Burmanniaceae. Ibid. II. 6. (id.)
— III. Loranthaceae. Ibid. III. 1. (id.)
— IV. Balanophoraceae. Ibid. (id.)
Esser, P. Die Entstehung der Blüthen am alten Holze. In. Diss. Bonn 1887.
Figdor, W. Ueber Cotylanthera Bl. Ein Beitrag zur Kenntniss tropischer Saprophyten. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg 1896.
Giesenhagen, C. Die Hymenophyllaceen. Flora 1890.
Gilg, E. Vitaceae. Engler u. Prantl. Natürl. Pflanzenfam. III. Theil. 5 Abthl.
Goebel, K. Ueber epiphytische Farne und Muscineen. Ann. du Jardin de Buitenzorg. Vol. VII.
— II. Die Epiphyten. Pflanzenbiologische Schilderungen. Bd. II. 1893.
Groom, P. I. On bud-protection in Dicotyledons. Transactions of the Linnean Society. Vol. III. 1893.
— II. Contribution to the knowledge of monocotyledonous Saprophytes. Linnean Society's Journal. Botany. Vol. XXXI. 1895.
Haberlandt, G. I. Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt. Drei Theile. Sitzb. d. Wiener Akademie. Bd. CI. 1892. Bd. CIII. 1894. Bd. CIV. 1894.
— II. Eine botanische Tropenreise. 1893.
Hieronymus, G. Santalaceae. Engler-Prantl. Natürl. Pflanzenfam. III. 1. (Mit Literaturverz.)
Huth, E. Ueber stammfrüchtige Pflanzen. Berlin 1888. (Mit vielen Angaben aus der älteren Literatur.)
Johow, Fr. I. Zur Biologie der floralen und extrafloralen Schauapparate. Jahrb. des k. botan. Gartens zu Berlin. Bd. III. 1884.
— II. Die chlorophyllfreien Humusbewohner West-Indiens. Pringsheim's Jahrb. für wiss. Botan. Bd. XVI. 1885.
— III. Die phanerogamen Schmarotzerpflanzen. Santiago 1890.
Jungner. Anpassungen der Pflanzen an das Klima in den regenreichen Gegenden der Kamerungebirge. Bot. Centralbl. Bd. 47. 1891.
Karsten, G. Untersuchungen über die Familie der Chroolepideen. Annales du Jardin de Buitenzorg. Vol. X. 1891.
— II. Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Epiphytenformen der Molukken. Ann. du Jardin de Buitenzorg. Vol. XII. 1894.
Koorders, S. H. Ueber die Blüthenknospen-Hydathoden einiger tropischer Pflanzen. S. A. aus Ann. du Jardin de Buitenzorg. 1897.
Koorders en Valeton. Bijdrage tot de Kennis der boomsoorten van Java. I—IV. Batavia 1894—1897.
Krasser, Fr. Melastomataceae. Engler u. Prantl. Nat. Pflanzenfam. III. 7. (Mit Literaturverz.)
Lindau, G. Acanthaceae. Engler u. Prantl. Natürl. Pflanzenfam. IV. 36.
Martius, Ph. v. Ueber die Vegetation der unechten und der echten Parasiten. Münchener Gel. Anzeigen. 1842.

Mettenius. Ueber die Hymnenophyllaceen. Abh. d. math.-phys. Klasse der kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. VII.

Müller, Fr. I. Notes on some of the climbing plants near Desterro in South-Brazil. Linnean Soc. Journ. Vol. IX.

— II. Zweigklimmer. Kosmos. Bd. VI. 1887.

— III. Die Keimung einiger Bromeliaceen. Ber. der deutschen botanischen Gesellschaft. Bd. XIII. 1895.

Niedenzu, F. Malpighiaceae. Engler u. Prantl. Natürl. Pflanzenfamilien. III. Thl. 4 Abth.

Petersen, O. G. Musaceae, Zingiberaceae, Cannaceae, Marantaceae. Engler u. Prantl. Natürl. Pflanzenfam. II. 6.

Pfitzer, E. Orchidaceae. Engler-Prantl. Natürl. Pflanzenfam. II. 6. (Mit Literaturverz.)

Potter, M. C. Observations on the protection of buds in the Tropics. Linnean Society's Journal. Vol. XXVIII.

Prantl, K. Morphologie der Gefäßkryptogamen. Heft I. Leipzig 1875.

Raciborski, M. Die Schutzvorrichtungen der Blüthenknospen. Flora 1895. Ergänzungsband. 81. Bd. S. 178.

Radlkofer, L. Sapindaceae. Engler u. Prantl. Natürl. Pflanzenfamilien. III. Thl. 5. Abthl.

Schenck, H. I. Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, im Besonderen der in Brasilien einheimischen Arten. I. Theil. Beiträge zur Biologie der Lianen. Botan. Mittheil. a. d. Tropen. Heft 4. Jena 1892.

— II. Beiträge etc. 2ter Theil, Beiträge zur Anatomie der Lianen. Ibid. Heft 5. Jena 1893.

Schimper, A. F. W. I. Ueber Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens. Botan. Centralbl. 1884.

— II. Die epiphytische Vegetation Amerika's. Botan. Mitteil. a. d. Tropen. Heft II. 1888.

— III. Ueber Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration etc. Sitzungsber. d. Berliner Akademie. Juli 1890.

Schumann, K. Cactaceae. Engler u. Prantl. Natürl. Pflanzenfam. III. 6. (Mit Literaturverz.)

— II. Bignoniaceae. Ibid. IV. 3 b. (id.)

— III. Rubiaceae. Engler u. Prantl. Natürl. Pflanzenfam. IV. 4.

Solms, H. G. zu. Rafflesiaceae. In Engler-Prantl natürl. Pflanzenfam. III. 1. (Mit Literaturverz.)

— II. Pandanaceae. Ibid. II. 1. (id.)

Stahl, E. Regenfall und Blattgestalt. Ann. du Jardin botanique de Buitenzorg. Vol. XI. 1893.

— II. Ueber bunte Laubblätter. Ein Beitrag zur Pflanzenbiologie II. Annales du Jardin botanique de Buitenzorg. Vol. XIII. 1896.

Szyszylowicz, J. v. Marcgraviaceae. Engler u. Prantl. Natürl. Pflanzenfam. III. 6. (Mit Literaturverz.)

Treub, M. I. Jets over Knoppbedekking in de Tropen. Handelingen van het eerste Nederlandsch. Nat. en Geneeskundig Congres, Amsterdam 1887. (Ref. Bot. Centralbl. Bd. 35. p. 328. 1887.)

— II. Sur une nouvelle catégorie de plantes grimpantes. Annales du Jard. botan. de Buitenzorg. Vol. III. 1882.

Treub, M. III. Observations sur les plantes grimpantes du jardin botanique de Buitenzorg. Ibid. 1883.

— IV. Les bourgeons floraux du Spathodea campanulata Beauv. Annales du Jardin botanique de Buitenzorg. 1889.

Warburg, O. Begoniaceae. Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. III. 6. (Mit Literaturverz.)

Went, F. A. F. C. Ueber Haft- und Nährwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten. Ann. du Jard. de Buitenzorg. Vol. XII. 1893.

Wiesner, J. Zur Physiologie von Taeniophyllum Zollingeri. Sitzb. der Kais. Akad. zu Wien. Bd. CVI. Abth. I. 1897.

Wittmack, L. Bromeliaceae. Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. II. 3. (Mit Literaturverz.)

V. Tropische Gebiete mit ausgeprägten Trockenzeiten.

1. Allgemeine Eigenthümlichkeiten der Vegetation periodisch trockener Tropengebiete. Formationen. Xerophile Bäume. Xerophile Sträucher. Lianen. Epiphyten. **2. Die Gehölzformationen der periodisch trockenen Tropengebiete.** § 1. Allgemeines. Veränderung der Gehölzvegetation beim allmählichen Uebergange aus immerfeuchten in periodisch trockene Gebiete. Haupttypen der Gehölze: Monsunwald, Savannenwald, Dornwald. — § 2. Die tropophilen und xerophilen Gehölze Indiens. Die Waldvegetation in Pegu nach F. Kurz. Die Wälder von Tectona grandis in Ost-Java — § 3. Die Gehölze des tropischen Ost-Afrika. Engler's Darstellung der Formationen. — § 4. Tropophile und xerophile Gehölze im tropischen Amerika. Savannenwälder in Venezuela. Die Dorngebüsche (Caatingas) Brasiliens. Dorngebüsch auf Kalkhügeln in Minas geraes. **3. Die tropischen Grasflurformationen.** § 1. Allgemeiner Charakter der Savannen. — § 2. Afrikanische Savannen. Die Savannen an der Loango-Küste nach Pechuel-Lösche. Der Baobab. Ostafrikanische Savannen nach H. Meyer und nach Engler. — § 3. Amerikanische Savannen. Die Llanos. Die Campos Brasiliens, nach Warming.

1. Allgemeine Eigenthümlichkeiten der Vegetation periodisch trockener Tropengebiete.

Die Tropengebiete mit mehrmonatlicher ausgeprägter, einfacher oder doppelter Trockenzeit nehmen namentlich das Innere der Continente ein und bedecken weit grössere Areale, als diejenigen mit immerfeuchtem Klima. Ihre Vegetation erreicht nirgends die Ueppigkeit des Regenwalds und trägt überhaupt den Stempel minder günstiger Bedingungen. Die trockenen Perioden bringen ökologisch die Vegetation der Tropen derjenigen der winterkalten Zonen näher, indem sowohl Kälte wie Mangel an Niederschlägen physiologische Trockenheit des Bodens bedingt.

Während die immerfeuchten Gebiete vom immergrünen Regenwalde gleichmässig überzogen sind, bieten die periodisch trockenen ein

viel bunteres Vegetationsbild, indem kleine Unterschiede des Klimas einen raschen Wechsel des Formationstypus bedingen und edaphische Einflüsse weit mehr zur Geltung kommen, als wo der Boden immer feucht ist.

Die in der nassen Jahreszeit sehr regenreichen Gebiete sind, auch bei sehr ausgeprägten mit grosser Hitze verbundenen Trockenzeiten, von üppigen Wäldern bedeckt, deren Bäume ihr hygrophiles Laub während der Trockenzeit verlieren und bei Beginn oder unmittelbar vor Beginn der Monsunregen erneuern, während sie im Uebrigen nur xerophile, gegen Trockenheit wohl geschützte Organe besitzen. Wir haben solche tropophile Wälder, deren abwechselnd hygrophiler und xerophiler Charakter dnrch die Monsune regulirt wird, Monsunwälder genannt.[1]) Die weniger regenreichen Gebiete sind, je nach dem Charakter ihres Klimas, von xerophilen Gehölzen (Savannenwälder, Dornwälder, Dorngebüsche oder von Grasfluren, meist des Savannentypus, eingenommen. Noch grössere Trockenheit bringt Wüstencharakter. Die tropischen Wüsten sollen im Zusammenhang mit den temperirten besprochen werden.[2])

Die ökologische Physiognomie der Vegetation ist in den periodisch trockenen Gebieten eine ganz andere als in den immerfeuchten, namentlich wenn wir den letzteren die überhaupt niederschlagsarmen Gebiete mit zu jeder Zeit xerophiler Vegetation gegenüberstellen. Hier hat die namentlich hoch wachsende Gewächse bedrohende Gefahr des Vertrocknens zur Entstehung hochgradig xerophiler Bäume geführt, eines höchst eigenartigen Baumtypus, der sich namentlich in Savannen und in Dornwäldern in charakteristischer Ausbildung zeigt.

Structur und Lebensbedingungen der tropischen xerophilen Bäume, deren Analoga bei uns gänzlich fehlen und sich erst im Mittelmeergebiet in schwacher Ausbildung zeigen, sind näherer Untersuchung sehr bedürftig.

Pechuel-Lösche entwirft von den Bäumen der westafrikanischen Savanne folgendes anschauliche Bild:

„Viele dieser Charaktergewächse entwickeln sich bloss als knorrige und verkrüppelte Sträucher oder Zwergbäumchen, manche aber auch als stattliche Bäume, einige Arten gehören sogar zu den Riesen des Pflanzenreichs. Allen aber ist das gemeinsam, dass sie nur in der offenen Landschaft, in der sonnenhellen, wohldurchlüfteten und trockenen Grasflur gedeihen; dass sie wohl stellenweise sich zu lichten Hainen vereinigen und den raumen Beständen von Eichen auf unseren Hutungen gleichen können, aber dennoch niemals waldbildend auftreten. Sie

---

[1]) Vgl. S. 281.

[2]) Vgl. im zweiten Abschnitt das Kapitel über die Wüsten.

ersticken vielmehr rettungslos im Schlusse des vollwüchsigen Waldes und finden sich darum weder in den Galeriewäldern noch in den Regenwäldern. Wohl aber trifft man sie nicht selten an den Rändern der Savaene an, da, wo die Grasflur beginnt."

Der Mehrzahl nach sind die Bäume der xerophilen Gehölze und der Savannen niedrig, mit relativ dickem Stamme, der von einer äusserst mächtigen, rissigen Borke bedeckt zu sein pflegt, manchmal ist die Krone stockwerkartig gegliedert (Fig. 184), viel häufiger aber schirmartig, sogar nahezu scheibenartig abgeplattet (Fig. 185). Schirmbäume treten in allen Beschreibungen der Savannen und lichten Waldformationen der Tropen auf. Ich habe sie in den Savannen Venezuela's die Physiognomie der Vegetation heherrschen und in den später zu schildernden alpinen Savannen Java's wieder auftreten sehen, Warming bildet sie für die Campos Brasiliens, — allerdings in weniger regelmässigen Formen, ab. Hans Meyer sagt von den ostafrikanischen Savannen: „Mag der Baum einen Einzelstamm haben oder sich strauchartig unmittelbar über dem Boden verzweigen, in jedem Falle strebt er zunächst möglichst in die Höhe, um sich dann wagerecht, wie ein Pilz oder Schirm, auszubreiten. Oben ist er immer flach, wie abgeschnitten. Tausende und abertausende dieser meist graubraunen Baumschirme, zerstreut über die vom rothen Boden durchleuchteten, während der längsten Jahreszeit braunen Grasflur verleihen der Land-

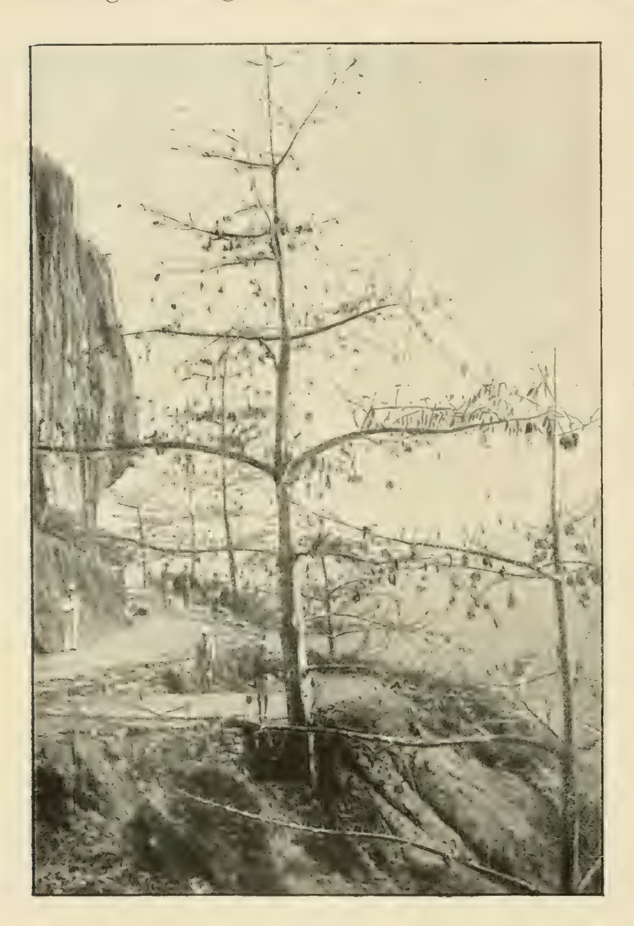


Fig. 184. Bombax malabaricum, in der trockenen Jahreszeit, Früchte tragend. Ceylon. Nach einer Photographie.

schaft eine eigenartige Physiognomie[1]). Brandis erwähnt als charakteristisch für die offenen, trockenen Gebüschformationen Süd-Indiens „Acacia planifrons, genannt umbrella-thorn, (Fig. 126), weil ihre Krone aus einer Masse verschlungener, knotiger Aeste, Dornen und zartgefiederter Blättern bestehend, sich auf dem Gipfel des Stammes in Form eines Regenschirmes ausbreitet.“ Dass die Schirmform eine An-

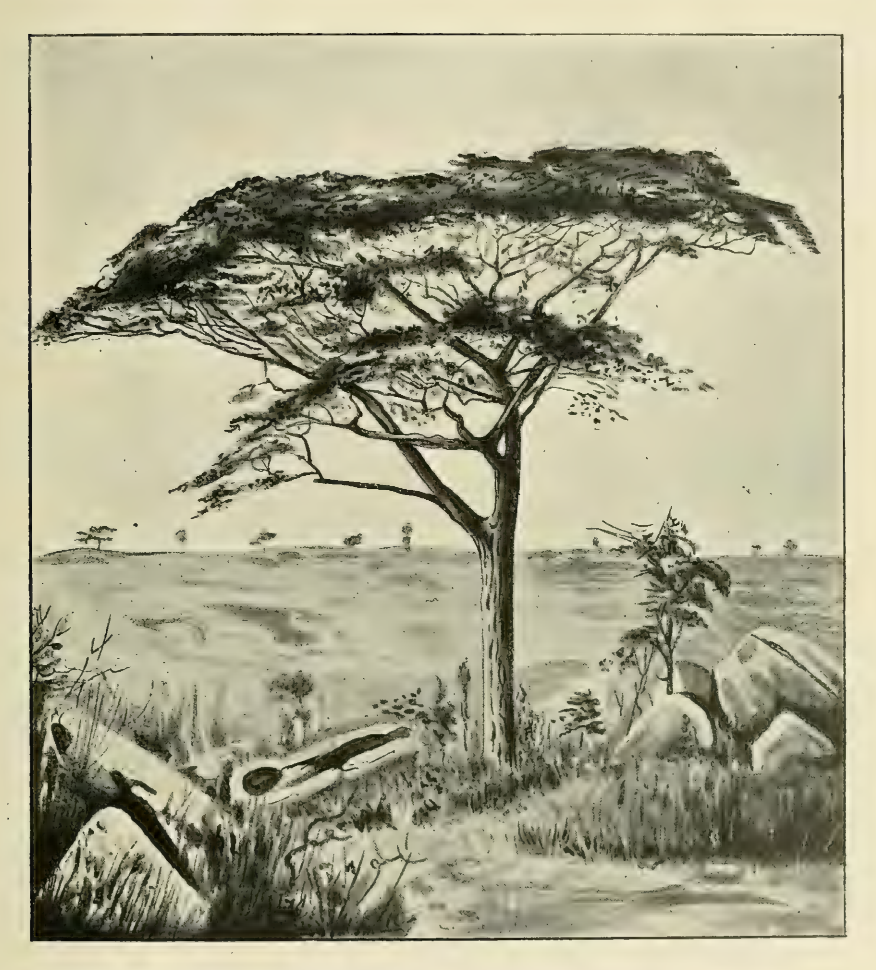


Fig. 185. Aus der ostafrikanischen Savanne. Schirmakazie. Nach Engler.

passung an das Klima darstellt, geht daraus hervor, daß sie sich unter gleichen äusseren Bedingungen zeigt, bei Vertretern sehr verschiedener Familien, so bei Mimosaceen, Caesalpiniaceen (Cassia), Burseraceen, Myrtaceen etc. Als Schutzmittel gegen übermässige Transpiration,

[1]) Nach Engler, S. 58.

wie man es in einer offenen xerophilen Formation erwarten würde, erscheint solches Ausbreiten des Laubes höchst ungeeignet. Als Schutzmittel gegen die mechanischen und trocknenden Eigenschaften des Windes ist sie im Gegentheil zweckentsprechend, indem sie den Angriffen des letzteren die schmale Kante bietet. Dass ein solcher Schutz aber in den offenen Gefilden der Savannen wie auf dem Hochgebirge von Nöthen ist, liegt auf der Hand. Aehnliches gilt von den Etagenbäumen, (Terminalia Katappa, Bombax malabaricum u. a.), die ich ebenfalls nur an offenen Standorten und in ganz lichten Gebüschen gesehen habe. Vieles spricht dafür, und bereits Reiche hat es ausgesprochen, dass solche Schirmgestalten im Kampf gegen den Wind als Schutzmittel entstanden sind, doch können allein Experimente zur Entscheidung führen.

Die xerophilen Bäume der Tropen sind meist trockenkahl; ihr Laub ist, trotzdem nur in der Regenzeit vorhanden, meist derb und mit ausgeprägten Schutzmitteln gegen Transpiration versehen. Gefiederte Blätter sind besonders häufig und durch ihre Beweglichkeit, welche



Fig. 186. Aus den brasilianischen Campos. Xerophile Laubknospen. Links: Myrcia longipes; Mitte: Eugenia Jaboticaba; Rechts: Eugenia dysenterica. Nach Warming.

ihnen die jemalige vortheilhafteste Lage ermöglicht, den klimatischen Bedingungen besonders entsprechend. Immergrüne Bäume hingegen haben gewöhnlich einfache, oft stark behaarte Blätter, welche in manchen Fällen derart verkieseln, dass sie blechartige Consistenz annehmen und im Winde metallisch rasseln, (z. B. die Proteacee Rhopala complicata, ein Charakterbaum der Llanos). Die Laubknospen sind mit einer ebenso starken oder noch stärkeren schützenden Schuppenhülle versehen, als bei den Bäumen der temperirten Zonen. Nur die Blüthen scheinen eines entsprechenden Schutzes zu entbehren, und besitzen sogar oft grosse, zarte Kronen, obwohl sie sehr häufig auf der Höhe der Trockenzeit zur Entfaltung kommen und dafür sowie zur Transpiration beträchtliche Wassermengen beanspruchen.

Die Masse des Holzes ist im Vergleich zu derjenigen des Laubes eine stärkere, als bei den hygrophilen Bäumen und die Rinde ist häufig von einer mächtigen, schuppigen Borke überzogen (Fig. 187).

Außer den eben besprochenen Schutzvorrichtungen gegen Trockenheit, welcht in ähnlicher Ausbildung auch bei Xerophyten hoher Breiten

vorkommen, giebt es unter den tropischen Holzgewächsen Fälle besonderer und sehr eigenartiger Anpassung. So verdanken manche Bäume der Tropen die Fähigkeit, in sehr trockenen Gebieten nicht nur fortzukommen, sondern stattliche bis riesige Dimensionen zu erreichen, dem Umstande, dass sie für die Trockenzeit grosse Wasservorräthe ansammeln. Zu diesen Bäumen gehört der mächtige Baobab der Savannen Afrika's (Adansonia digitata), der nachher besprochen werden soll, ferner die wunderbaren Fassbäume (Cavanillesia arborea (W.) K. Schum. u. a. Bombaceen) der lockeren Dorngebüsche des Inneren Brasiliens, deren bis 5 m dicker tonnenartig angeschwollener Stamm (Fig. 193) als Wasserbehälter dient, ferner Spondias tuberosa (Anacardiacee) derselben Wälder, bei welcher knollenartige Wurzelanschwellungen sich mit Wasser füllen. Endlich kommen, im Gegensatz zu den Regenwäldern und zu den Monsunwäldern, baumartige Succulenten in den xerophilen Gehölzen, namentlich in den Dornwäldern, häufig vor, vornehmlich Arten von Cereus im tropischen Amerika (Fig. 128) und solche von Euphorbia (Fig. 198) in Afrika.



Fig. 187. Aus den brasilianischen Campos. Querschnitt durch den Stamm von Sweetia dasycarpa. Nach Warming.

Die Sträucher der Savannen sind nicht weniger xerophil als die Bäume Ihre unterirdischen Theile sind im Vergleich zu den oberirdischen mächtig entwickelt und bilden manchmal ein so mächtiges Gerüst dicker verholzter Axen, dass man einige derselben, wie Andira laurifolia und Anacardium humile der Campos, mit Lund und Liais als unterirdische Bäume bezeichnen möchte. Bei der Andira z. B. (Fig. 188) nimmt das aus armsdicken Aesten bestehende Rhizomsystem manchmal ein Areal von zehn Metern im Durchmesser ein, während die oberirdischen Laubäste dünn und höchstens ein Meter hoch sind. Solche unterirdische Axen scheinen als Wasserbehälter zu dienen, ebenso wie die knolligen holzigen Rhizome, welche zahlreichen kleinen Sträuchern und Halbsträuchern der Campos zukommen (Fig. 203, 204).

Dünne Holzlianen kommen in den xerophilen Gehölzen, namentlich in den Dornwäldern vor, dagegen gehen sie den Savannen ab; man findet in den letzteren vielmehr, z. B. in den Campos Brasiliens, aufrechte Sträucher aus Familien und Gattungen, die sonst nur kletternde Formen aufzuweisen haben. Schenck hält es für wahrscheinlich, dass manche dieser Sträucher sich von Lianen abgeleitet haben und als Rückkehr

zum aufrechten Wuchs aufzufassen sind[1]). Ebenso gehen sie den niederen Gesträuchformationen des nördlichen Brasiliens ab. In den Savannenwäldern und Dornwäldern, in welche die Savannen, bezw. die Gesträuche bei zunehmender Feuchtigkeit übergehen, finden sie sich zuweilen in geringer Anzahl und schwacher Entwickelung.

Phanerogamische und farnartige Epiphyten sind auf den Bäumen lichter xerophiler Gehölze der Savannen äusserst spärlich vertreten oder fehlen ganz. Sie werden reichlicher, sobald die Bäume näher zusammenrücken, und mancher Savannenwald hat keinen geringen Schmuck an Bromeliaceen, Orchideen, Cactaceen, Farnen aufweisen. Auch epi-

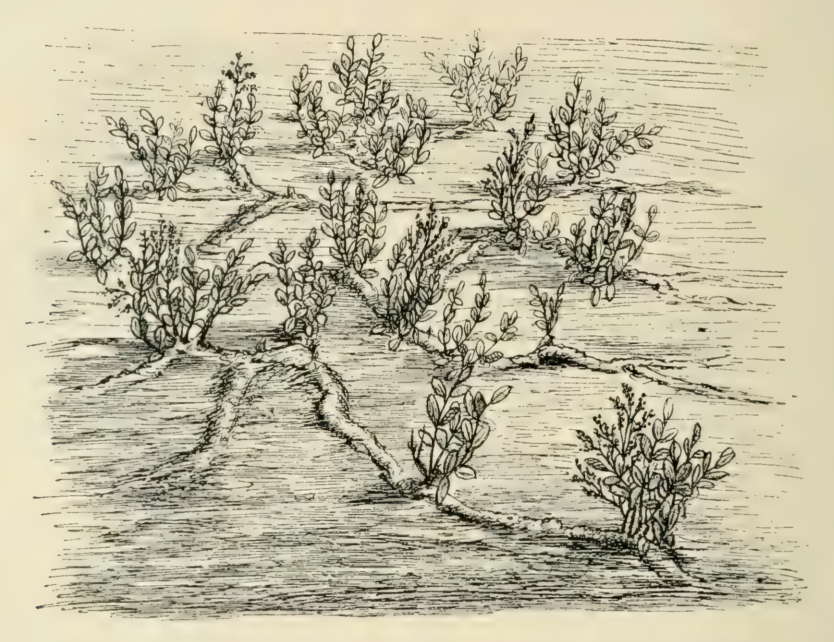
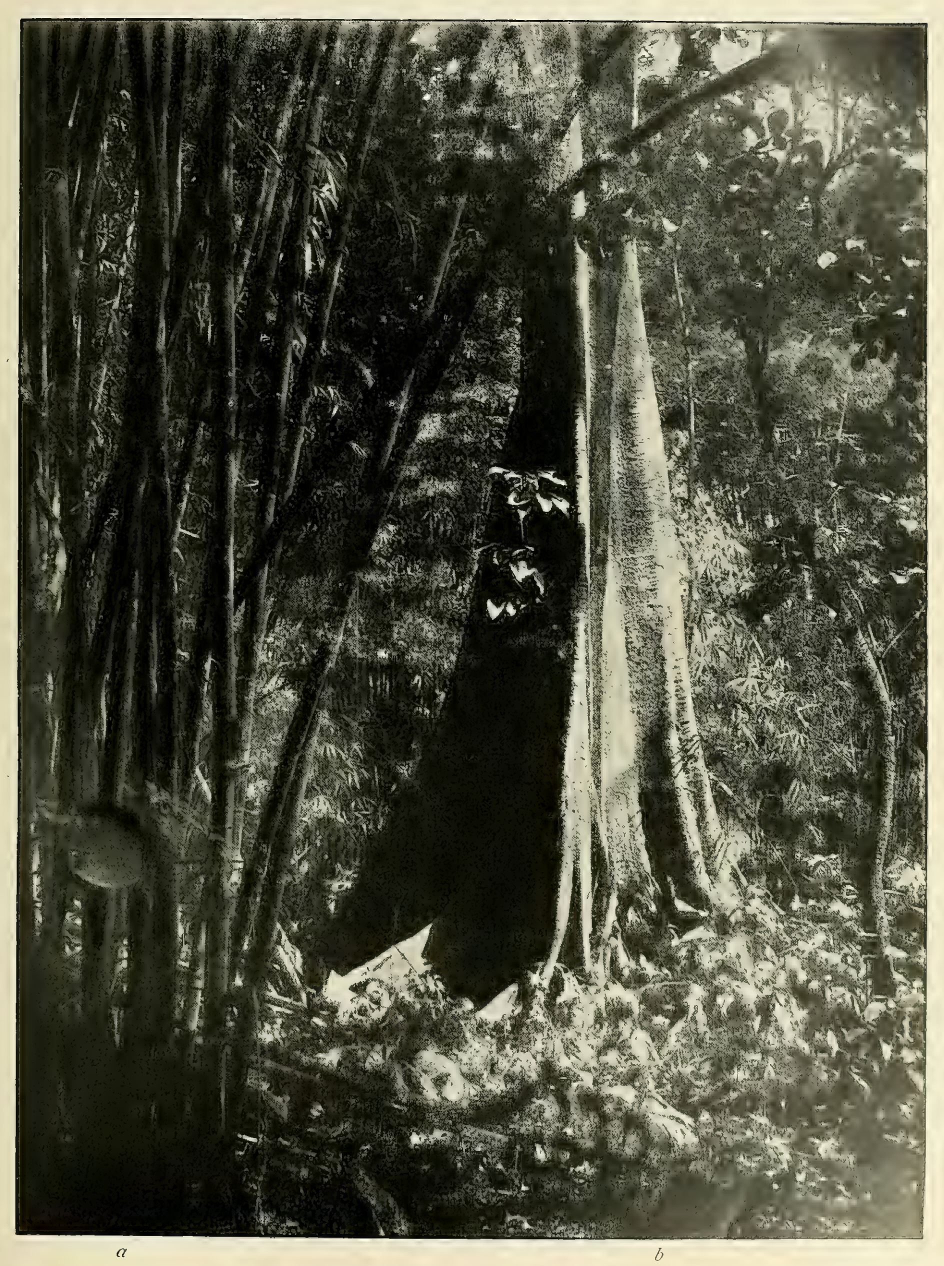


Fig. 188. Aus den brasilianischen Campos: Andira laurifolia. Nach Warming.

phytische Ficus- nnd vielleicht Clusia-Arten kommen in der Savanne vor, wo sie an die Palmen gebunden zu sein scheinen, deren persistirende Blattstielbasen den jungen Pflanzen als Behälter dienen (Fig. 200). Allen Epiphyten solcher trockenen Formationen ist der xerophile Typus im höchsten Grade aufgeprägt; alle Schutzmittel gegen Wasserverlust, alle Mittel zum Auffangen und Aufbewahren des Regenwassers, die wir früher kennen lernten, sind bei ihnen besonders stark entwickelt. Dabei sind es doch, mit Ausnahme der Feigen, nur kleine Formen.

[1]) I, S. 60.



a *b*

Fig. 189. Im Monsunwalde, Birmah. Thonye Reserve, Thawawaddy.
a Cephalostachyum pergracile, *b* Sterculia sp.
Nach einer Photographie von Herrn J. W. Oliver, Conservator of forests.



Fig. 190. Tectona grandis, *a* erwachsener Baum, *b* jung, *c* Doani, *d* Acacia Catechu, *e* Blühende Bambusa. Buet Reserve, Thawawaddy, Birmah.
Nach einer Photographie von Herrn J. W. Oliver, Conservator of forests.

So charakteristisch diese Epiphytenflora der xerophilen Tropengebiete, so vollkommen sie den klimatischen Bedingungen der letzteren angepasst erscheint, so setzt sie sich doch ausschliesslich aus Arten des Regenwaldes zusammen. Die höchsten Zweige der Urwaldbäume, diejenigen, welche das Sonnenlicht beinahe unbehindert erhalten, sind die Heimath der Savannenepiphyten. Von da aus haben sie die trockenen Ländereien bevölkert.[1])

2. Die Gehölzformationen der periodisch trockenen Tropengebiete.

§ 1. **Allgemeines.** Der Unterschied der Vegetation beim Uebergang aus einem immerfeuchten tropischen Gebiet in ein zwar regenreiches, aber periodisch trockenes erscheint während der nassen Jahreszeit nur gering, während er sich in der trockenen namentlich durch die grosse Zahl entlaubter Bäume kundgiebt.

Zeitweise kahle Bäume treten in den Regenwäldern sehr zurück und werden meist gar nicht bemerkt, um so mehr als ihre Entlaubung und Neubelaubung häufig in keinem Zusammenhang mit den Jahreszeiten steht. Geht man hingegen in der Trockenzeit z. B. vom immerfeuchten Westjava nach dem während des Ostmonsuns sehr regenarmen Ost-Java, so zeigt sich das Laub stark verdünnt, indem dasselbe von manchen Bäumen ganz, von anderen zum Theil abgeworfen worden ist. Zudem genügen kleine Einflüsse des Bodens, um den beinahe ganz trockenkahlen Tectona-Wald hervorzurufen. Das Bild ist ein ganz anderes, als während der sogenannten Trockenzeit in Westjava, wo der Unterschied der Vegetation zwischen Westmonsun und Ostmonsun im Tiefland, z. B. bei Buitenzorg, zwar wohl sichtbar, aber wenig ausgeprägt ist und im Gebirge beinahe ganz schwindet.

Nördlich von der Küstencordillere in Venezuela sowie innerhalb derselben, im feuchten Thale von Caripe, befand ich mich während der Trockenzeit (Februar) von immergrünem, dichtem Regenwald umgeben, während südlich von der Cordillere, auf der Llanosseite, der beinahe nur von entlaubten Bäumen zusammengesetzte lockere Savannenwald ein winterliches Bild geboten hätte, wenn nicht viele Bäume und Epiphyten in voller Blüthe gewesen wären.

Die periodisch laubabwerfenden tropischen Wälder und die niedrigen xerophilen Gehölze der Tropen sind bisher weit weniger untersucht worden als die Regenwälder. Doch steht es fest, dass sie grosse Mannigfaltigkeit bieten. Sie bilden meist, ähnlich wie die Regenwälder

---

1) Vgl. S. 217.

gemischte Bestände, in welchen kaum eine Baumart als vorherrschend bezeichnet werden kann; zuweilen jedoch nimmt eine Art die Oberhand und kann sogar nahezu reine Bestände bilden, wie beispielsweise Tectona grandis in Ost-Java. In Bezug auf Höhe und Wuchsart der Bäume, sowie auf Unterholz und krautige Bodenvegetation giebt es zahlreiche Modificationen, welche seitens der indischen Forstmänner zur Aufstellung zahlreicher Typen und Untertypen benutzt worden sind. Alle lassen sich jedoch zwanglos auf die von uns unterschiedenen Haupttypen der Monsunwälder, Savannenwälder und Dornwälder, oder auf Zwischenformen derselben, zurückzuführen.[1])

§ 2. **Die tropischen und xerophilen Gehölze Indiens.** Kurz hat die periodisch kahlen Wälder in Pegu, wo dieselben allerdings ihre wechselnden Eigenthümlichkeiten nicht bloss dem Klima, sondern auch im hohen Maasse Einflüssen des Bodens verdanken, eingehend geschildert. Den immergrünen Regenwäldern kommen diejenigen laubabwerfenden Bestände physiognomisch am nächsten, welche Kurz als gemischte Wälder (mixed forests) bezeichnet, die nach unserer Terminologie zu den Monsunwäldern gehören und in Birmah die eigentliche Heimath des werthvollen Teakbaums (Tectona grandis) darstellen. Hier sind die Bäume im Durchschnitt 70—80′, in manchen Gegenden aber auch 120′ hoch (upper mixed forests). Sie besitzen geraden Wuchs und sind vielfach mit Lianen verbunden. Ihre Epiphyten sind wesentlich auf die Wipfel beschränkt. Manchmal sind die Zwischenräume von hohem Bambusdickicht ausgefüllt, aber die strauchige und krautige Vegetation, namentlich der Graswuchs, tritt stark zurück (Fig. 125 und 189).

Andere Wälder Pegu's, namentlich diejenigen, welche Kurz „offene" (open forests) nennt, vielleicht auch seine „trockenen Wälder" (dry forests) sind xerophile Nieder- oder höchstens Mittelwälder (30′—60′ hoch), die zu unserem Typus der Savannenwälder gehören. Hier ist der Baumstand locker; Stämme und Aeste sind plump und knorrig, von einer reichen Epiphytenflora bedeckt. Lianen und Sträucher treten stark zurück; dagegen ist der Boden von einem aus Gräsern und Stauden oder von ersteren allein bestehenden Rasen überzogen.

Kurz unterscheidet zwei Formen seiner „mixed forests", „upper" und „lower mixed forests". In ersteren ist der Baumwuchs höher als in den letzteren, aber weniger mannigfach. Grosse Bambusen spielen in den „upper mixed forests" eine wichtige Rolle (Fig. 189); Teak ist in der Regel vorhanden; Sterculia villosa und urens, Milletia Brandisiana, Grewia elastica; Duabanga grandiflora, Erythrina stricta und suberosa sind die charakteristischen Bäume; es sind aber noch viele andere Arten vertreten. Sträucher sind spärlich und schlecht entwickelt (Helicteres plebeja, Thespesia lampas. Grewia hirsuta etc.).

---

[1]) Vgl. S. 281.

Lianen sind ebenfalls wenig zahlreich (Combretum, Calycopteris, Abrus precatorius etc.), das Waldinnere dementsprechend sehr frei. Grasüberzug des Bodens ist nur ausnahmsweise vorhanden und besteht dann aus dem sogenannten Teakgrase, einer Pollinia-Art. Farne sind auf dem Boden spärlich und nur in solchen Arten vertreten, die viel Trockenheit ertragen. Zahlreiche Kräuter entspringen dem Boden, ohne denselben zu bedecken. Moose sind sehr spärlich und auf feuchte Sandsteinfelsen beschränkt (Hypnum, Fissidens, Marchantia). Die Epiphyten sind wenig zahlreich und nur auf Baumwipfeln vorhanden.

Die „lower mixed forests" sind im Durchschnitt 70—80′, zuweilen bis 100′ hoch, reicher an Lianen und auch an Sträuchern und daher dichter als die „upper mixed forests". Kurz erwähnt gegen 50 Baumarten als Hauptbestandtheile dieser Wälder, und ungefähr ebensoviele als von mehr lokalem Auftreten. Wir finden unter den ersteren die verschiedensten Familien vertreten: Sterculiaceen, Malvaceen, Bombaceen, Dilleniaceen, Sapindaceen (Schleichera), Anacardiaceen (Odina, Mangifera, Spondias), Combretaceen (Terminalia sp. div., Anogeissus), Lythraceen (Lagerstroemia sp. div.), Samydaceen (Homalium), Diospyraceen, Bignoniaceen (Spathodea, Heterophragma, Stereospermum, Calosanthus), Euphorbiaceen (Antidesma, Emblica), Mimosaceen (Albizzia), Rubiaceen (Nauclea sp. div., Gardenia, Randia), Artocarpeen (Ficus sp. div.), Myrtaceen (Barringtonia, Careya), Strychnos nux vomica u. a. m.

Unter den Sträuchern zeigen sich namentlich Thespesia lampas (Malvacea), Grewia hirsuta (Tiliacea), Verbenaceen (Premna, Clerodendron), Euphorbiaceen (Ceratogynum, Phyllanthus, Baliospermum), Papilionaceen (Desmodium, Flemmingia), 2 Calami u. a. m.

Die Lianen sind äusserst verschiedenartig. Kurz erwähnt namentlich über 50 Arten, darunter zahlreiche Leguminosen (Butea, Spatholobus, Entada, Caesalpinia sp. div., Acacia, Dalbergia, Phaseolus, Pueraria, Mucuna, Dolichos, Mezoneurum, Abrus precatorius), Menispermaceen (Stephania), Rhamnaceen (Zizyphus, Gouania, Colubrina), Celastraceen (Celastrus), Sapindaceen, Vitaceen (Vitis sp. div.), Rubiaceen (Paederia), Euphorbiaceen (Rottlera, Bridelia), Verbenaceen (Symphorema, Congea), Combretaceen (Combretum sp. div., Calycopteris), Cucurbitaceen (Zehneria, Luffa), Convolvulaceen (Argyreia sp. div., Ipomoea), u. a. m., auch einige Monocotylen (Smilax, Scindapsus), Gnetum scandens, Lygodium etc.

Unter den Kräutern, die den Boden nirgends bedecken, zeichnen sich namentlich Scitamineen aus. Daneben kommen eine Anzahl Gräser, Araceen, Compositen, Malvaceen u. s. w.

Die Bäume tragen als Epiphyten Moose (Neckera, Meteorium), verschiedene gemeine Orchideen, Farne und Asclepiadeen, ausserdem auffallend viele und verschiedenartige parasitische Loranthaceen.

Die Savannenwälder in Pegu zeigen sich unter verschiedenen Formen, die Kurz als „Eng forests" oder „Laterite forests", „low forests" und „savannah forests" bezeichnet. „Eng" ist die einheimische Bezeichnung für Dipterocarpus tuberculatus, der für die erstere Waldform charakteristisch ist.

Die Engwälder befinden sich hauptsächlich auf Laterit, aber auch, allerdings in weniger entwickelter Form, auf verschiedenen Diluvialböden. Das Niveau

des Laubdaches liegt auf reinem Lateritboden bei etwa 30—40′, auf mehr thonigem oder lehmigem Boden bei etwa 70—80′. Die meisten Stämme haben eine dicke, rissige, schuppige Borke und auffallend plumpe, knotige, krumme Aeste. Vorherrschend auf reinem Lateritboden ist Dipterocarpus tuberculatus; auf anderen Bodenarten tritt er zurück oder fehlt. Mehr als vierzig andere Baumarten pflegen ausserdem reichlich aufzutreten. Es sind Dipterocarpaceen (Shorea, Pentacme), Meliaceen (Walsura), Dilleniaceen (Dillenia), Celastraceen (Lophopetalum), Rhamnaceen (Zizyphus), Anacardiaceen (Buchanania, Melanorrhoea), Styracaceen (Symplocos), Diospyraceen (Diospyros), Myrsinaceen (Myrsine), Euphorbiaceen (Phyllanthus, Aporosa), Papilionaceen (Dalbergia, Xylia), Rubiaceen (Wendlandia, Nauclea, Randia, Gardenia, Combretaceen (Terminalia), Myrtaceen (Careya, Eugenia), Lythraceen (Lagerstroemia), Strychnos nux vomica u. a. m. in buntester Abwechselung. Zwischen den Bäumen wachsen Bambusen (B. tulda und B. stricta), eine stammlose Palme (Phoenix acaulis), niedriges, sehr spärliches Gesträuch, zu welchem Verf. merkwürdigerweise auch grössere Kräuter, sogar einjährige rechnet und wenige, kaum kletternde Lianen. Der Graswuchs auf dem Boden pflegt sehr reich entwickelt zu sein (Andropogoneen, Paniceen, Cyperaceen) und ist von zahlreichen kleineren Kräutern untermischt (Malvaceen, Acanthaceen, Rubiaceen, Campanulaceen, Gentianaceen, Scrophulariaceen, Labiaten, Papilionaceen, Compositen, Scitamineen, Amaryllidaceen, Orchideen, Commelinaceen, Eriocaulaceen etc.).

Eine Fülle epiphytischer Orchideen, Hoyae, Farne (Platycerium etc.) wachsen in grosser Menge auf den Baumästen.

Die „low forests" sind in Wuchs den Engwäldern ähnlich, und systematisch als Uebergang der letzteren zu den „lower mixed forests" (v. oben) zu betrachten. Ihr Boden ist von Andropogoneen oder von Imperata cylindrica reich bewachsen.

Kurz' „Savannah forests" haben dieselbe Höhe wie die Engforests. Sie wachsen auf tiefem Alluvialboden, namentlich in der Nähe der Flüsse. Die Stämme in ihnen sind sehr kurz, oft kaum höher als das den Boden bedeckende sogenannte Elephantengras (Arten von Andropogon, Coix, Saccharum, Phragmites); die Kronen sind auffallend stark entwickelt und oft flach ausgebreitet. Die Baumarten sind zum Theil die gleichen wie in den „lower mixed forests". Es sind typische Savannenwälder.

Der grösste Theil des Waldes in Ostjava kann als eine Zwischenform von Regenwald und Monsunwald bezeichnet werden, aber edaphische Einflüsse machen sich hier, wie überhaupt in klimatischen Uebergangsgebieten sehr geltend und bedingen eine reichere Gliederung der Vegetationsdecke als in Westjava, wo dieselbe sich wesentlich nur vom Klima abhängig zeigt. Namentlich tritt in Ostjava auf leicht trocknendem, bezw. schwer durchlässigem Boden die Formation des Djatiwalds, ein typischer, tropophiler laubabwerfender Wald auf.

Der Djatiwald verdankt seinen Namen dem technisch werthvollen Djatibaum, Tectona grandis, — dem Teak der Engländer (Fig. 190),

welcher auch in Continentalindien sehr verbreitet ist, jedoch nur auf Java selbstständige Wälder bildet, in welchen andere Bäume nur als Nebenbestandtheile auftreten. Der Tiekbaum gehört keineswegs zu den Riesen, weder was seine Höhe noch seine Stammdicke betrifft. Er wird höchstens 25 m hoch. Seine herzförmigen an diejenigen der Catalpa erinnernden Blätter sind sehr gross und die violetten, mitten in der Regenzeit sich öffnenden Blüthen sind in pyramidenförmige Rispen vereinigt. Der Stamm besitzt eine helle Rinde und entbehrt der Epiphyten; dagegen siedeln sich Feigen (Urostigma-Arten) häufig im Geäste an. Zur Trockenzeit ist der Tiek ganz unbelaubt (Juni bis October) und entfaltet seine neuen Blätter mit dem Auftreten des West-Monsuns im November.

Cordes hat die natürlichen Tiekwälder Ost-Java's — Waldculturen sind auch in West-Java sowie in Englisch-Indien vorhanden — nach ökologischen und floristischen Gesichtspunkten eingehend dargestellt.

Im Gegensatz zum Regenwalde West-Java's ist das Aussehen des Tiekwalds in den verschiedenen Jahreszeiten ein sehr ungleiches. Im August und September, auf der Höhe der Trockenzeit, ist das von ihm dargebotene Bild ein beinahe winterliches. Die überwiegende Mehrzahl der Bäume, darunter namentlich alle Tiekbäume sind ganz laublos und der Boden ist von einer knisternden Lage ihrer trockenen, erst in der Regenzeit verwesenden Blätter bedeckt. Die den Tiekbaum begleitenden Bäume sind in der Trockenzeit leichter als in der Regenzeit erkennbar. An der schirmförmigen Krone erkennt man Acacia leucophloea, an der weissen, derjenigen der Birke ähnlichen Borke Albizzia procera. Einige Baumarten sind grün geblieben, darunter der häufigste Begleiter der Djati, Butea frondosa, welche im Gegensatz zum letzteren sich auf der Höhe der Trockenzeit mit ihren grossen feuerfarbigen Schmetterlingsblüthen schmückt. Immergrün sind ferner die Sapindacee Schleichera trijuga, die Mimosee Albizzia stipulata, mit regelmässiger schirmförmiger Krone und die auf dem Geäst anderer Bäume angesiedelten Feigenbäume.

Zwischen den hohen Bäumen wachsen zahlreiche kleinere, namentlich Emblica officinalis Gaertn., eine Euphorbiacee, ferner Dillenia aurea etc. Palmen sind sehr selten, Bambusen kommen hier und da vor. Reich entwickelt und mannigfach ist die Strauchvegetation. Besonders zahlreich sind die Leguminosen, z. B. Acacia tomentosa Wlld., Cassia-Arten, Papilionaceen, aber auch Hibiscus lampas zeigt häufig seine grossen gelben Blüthen. Die Lianen sind alle dünnstämmig und vorwiegend Papilionaceen, wie Abrus precatorius, Mucuna-Arten etc. Die Kräuter sind nach der Bodenbeschaffenheit sehr wechselnd. Ist dieselbe feucht und humös, so zeigen sich Dickichte stattlicher Zingiberaceen (Curcuma-, Kaempferia-, Elettaria-Arten etc.), die in der zweiten Hälfte der Trockenzeit (September bis October), ihre prächtigen

Blüthen entfalten. Besonders trockene Böden sind vornehmlich von hohen Gräsern bewachsen, wie Alang-Alang (Imperata arundinacea) und Glagah Saccharum spontaneum L.). Unter den zahlreichen, meist unscheinbaren Stauden sind namentlich Malvaceen (Urena, Sida), Compositen (Conyza lacera Burm., Wollastonia, Adenostemma viscosum etc.), einige Araceen, sehr kleine Acanthaceen und Commelinaceen, endlich verschiedene in der Trockenzeit blühende Amaryllidaceen (Eurycles ambonensis, Pancratium zeylanicum, Crinum asiaticum) zu erwähnen.

Ausser den sehon berücksichtigten Feigen sind Epiphyten im Djati-Wald sehr spärlich und auf wenige kleine Orchideen, Asclepiadeen, Aeschynanthus beschränkt. Das Vorkommen epiphytischer Farne ist ein Zeichen, dass im Geäst Höhlungen vorhanden sind und Moose sind auf gesunden Bäumen nur ausnahmsweise vorhanden. Dagegen sind paratisische Loranthaceen sehr häufig.

Die meisten der erwähnten Kräuter sind in der Trockenzeit sehr reducirt oder, soweit sie annuell sind, gar nicht vorhanden. Mit der Butea, im Juli und August, blühen die Amaryllideen, später, im September und Oktober treten sehr viele andere Gewächse hinzu, wie die ebenfalls schon erwähnten Zingiberaceen, namentlich aber die meisten Bäume, mit Ausnahme der Tectona. Noch grösser ist der Blumenflor beim ersten Beginn der Monsunregen, im November; namentlich blühen dann die meisten Sträucher, während die Kräuter, deren Blüthenentwickelung in engster Abhängigkeit von der Ernährungsthätigkeit steht, meist in der Regenzeit blühen. Im Ganzen ist der Blüthenflor im Djatiwald, entsprechend der grösseren Trockenheit und stärkeren Beleuchtung, weit grösser als im Regenwald.

November ist die Zeit, wo das Laubdach sich neubildet. Der Djatibaum bedeckt sich mit anfangs rothen Blättern, die bald dichte, Laubmassen bilden. April, Mai und Juni sind die blüthenärmsten Monate.

§ 3. **Die Gehölze des tropischen Ostafrika.** Es ist zur Zeit noch nicht möglich, eine befriedigende Darstellung der Vegetationsverhältnisse des tropischen Ost-Afrika südlich vom Aequator zu geben. Meteorologische Aufzeichnungen liegen nur wenige, auf kurze Zeit sich erstreckende vor, und, mit Ausnahme von Volkens, der sich ganz wesentlich im Hochland von Kilimandscharo aufhielt, haben bis jetzt Botaniker das Gebiet nicht bereist. Aus den Aufzeichnungen der Sammler und anderer nicht wissenschaftlich gebildeter Reisenden ergiebt sich für die Küstenlandschaften bis zum Zambesi das Bild einer reich differenzirten Vegetationsdecke mit verschiedenartigen Gehölz-, Grasflur- und Wüstenformationen. Welcher Antheil bei dieser Gliederung den klimatischen und welcher den edaphischen Einflüssen, in wieweit der Charakter ursprünglich oder vom Menschen modificirt ist, lässt sich

gegenwärtig nicht angeben. Die Gehölze des Küstengebiets Ost-Afrika's sind zum grösseren Theile xerophil und sind theils als Savannenwälder, theils als Dornwälder und Dorngebüsche ausgebildet, natürlich mit verschiedenen Zwischenformen. Die wenig ausgedehnten hochstämmigen Waldparcellen (Fig. 191 u. 192) werden wohl, entsprechend



Fig. 191. Waldpartie im Küstenland von Deutsch-Ost-Afrika. Nach einer Photographie.

der scharf ausgeprägten Gliederung des Jahres in Regenzeit- und Trockenzeit, den Monsunwäldern anzugliedern sein, doch fehlt es an genaueren Darstellungen, wie auch an Angaben über das Verhalten der Belaubung in den verschiedenen Jahreszeiten.

„Kein Formations-Typus", sagt Engler, „ist in Afrika so reich entwickelt, wie der der Buschgehölze." Nach seiner Schilderung gehören diese Gehölze

zu unseren Dornwäldern, mit häufigem Vorherrschen der Sträucher und bei abnehmender Feuchtigkeit, allmählichem Uebergang zur Wüste.

Zu den afrikanischen Dornwäldern gehören namentlich Engler's „dichter Buschbestand" des unteren Buschlandes und sein „Steppenbuschdickicht" im Inlande.

Engler betont die systematische Aehnlichkeit der „Buschwälder" des tropischen Afrika unter sich und mit denjenigen Vorderindiens und ihre physiognomische Aehnlichkeit mit denjenigen Central- und Südamerikas (Mexico, Argentinien, Chile). In sytematischer Hinsicht ist für sie charakteristisch das reichliche Vorkommen der Acacien in verschiedenen Arten. Neben ihnen sind auch die ebenfalls mit doppeltgefiederten Blättern versehenen Gattungen Dichrostachys und Albizzia an Individuen reich vertreten. Holzgewächse mit



Fig 192. Waldpartie im Küstenland von Deutsch-Ost-Afrika. Nach einer Photograhie.

einfach gefiederten Blättern sind selten gleich dominirend (Bignoniaceen, die Anacardiacee Odina, die Simarubacee Harrisonia, einige Rutaceen, Burseraceen, Connaraceen, Caesalpiniaceen). Gewächse mit gedreiten Blättern sind häufig (z. B. Commiphora, Rhus, Jasminum, Vitex etc.). Die meisten Gewächse des Dornwaldes haben einfache Blätter, die in der Mehrzahl der Arten persistirend sind und eine sehr dicke Cuticula besitzen (Euphorbiaceen, Celastraceen, Rhamnaceen, Rubiaceen, Sterculiaceen, Verbenaceen, Compositen u. s. w., häufig mit unscheinbaren, weisslichen Blüthen). In den dichten Gehölzen treten nur wenige Kräuter auf, während solche sich in den Lichtungen zahlreich zeigen. Schling- und Kletterpflanzen, wohl nur dünnstämmig, sind artenreich; Peperomia und Angraecum treten als Epiphyten auf.

Der zweite Typus des xerophilen Niederwalds, der Savannenwald, ist anscheinend in Afrika weit weniger entwickelt als der Donrnwald. Typischer

Savannenwald in unserem Sinne ist Engler's „Steppenwald", der namentlich in Unyamwesi auftritt. „7—12 m hohe geradstämmige Bäume, mit 3—4 cm dicken Stämmen bilden den Hauptbestand; vorherrschend, bisweilen alleinherrschend sind Leguminosen mit einfach gefiederten Blättern, die als Myombo bezeichnet werden, so in Unyamwesi Berlinia Eminii, aber auch Acacia-, Sterculia-, Terminalia- und Kigelia-Arten kommen vor. Unterholz ist wenig vorhanden, die Sträucher und kleinen Bäumchen von Anona, Combretum und Anderen sind so zerstreut, dass der Marsch durch solche Myombowälder in keiner Weise behindert wird. Succulente Pflanzen sind selten, nur hier und da tritt eine Aloe oder eine Kandelaber-Euphorbie auf; aber zahlreiche Kräuter bedecken den Boden." (S. 62.)

§ 4. **Tropophile und xerophile Gehölze im tropischen Amerika.** Die Hochwälder des Innern Südamerikas, namentlich Brasiliens südlich vom Amazonas, dürften zum Theil tropophil und zu den Monsunwäldern zu rechnen sein. Die von Warming geschilderten Wälder von Minas geraes werfen ihr Laub periodisch ab, allerdings ohne jemals kahl zu werden, indem die Entlaubung der meisten Bäume der Neubelaubung unmittelbar vorausgeht.

Die ausgeprägt xerophilen Typen der Savannenwälder und Dornwälder (bezw. Dorngebüsche) sind im ganzen tropischen Amerika reich vertreten und wechseln häufig mit den Savannen ab. Nimmt die Feuchtigkeit zu, so geht die Savanne zunächst in Savannenwald über. So wenigstens habe ich es in Venezuela beobachtet, wo bei der Besteigung der Küstencordillere vom Süden her die bisher zerstreuten Bäume sich zum nahezu geschlossenen Walde näherten, während der Boden seinen Graswuchs behielt. Der niedrige, einem dichten Obstgarten vergleichbare Wald bestand vorwiegend aus Leguminosen mit schirmförmiger Krone, namentlich aus Cassia-Arten, deren vollständig entlaubte Zweige von gelben Blüthen bedeckt waren. Zerstreut zwischen den entlaubten Bäumen zeigten sich zwei immergrüne, sehr derblätterige Baumarten, die Proteacee Rhopala complicata und der Cajú, Anacardium occidentale. Alle Aeste, namentlich aber diejenigen der entlaubten Bäume, trugen kleine hartblätterige oder dichtbehaarte Tillandsien (darunter sehr reichlich T. recurvata) und einige ebenfalls ausgesprochen xerophile Orchideen, namentlich eine schön blühende Jonopsis. Eine säulenförmige Cereus-Art von gleicher Höhe wie die Bäume zeigte sich häufig zwischen den letzteren. Der Boden war von reichem und hohem, aber völlig vertrocknetem Graswuchs bedeckt.

Savannenwälder sind gewiss noch anderwärts im tropischen Amerika vorhanden. So scheinen die „Capoes", die Waldparcellen, die die Vegetation der Savannen (Campos) in Centralbrasilien auf feuchterem Boden ersetzen, zu diesem Typus zu gehören (Vgl. Fig. 127).

Die Dorngehölze, als Wälder, Gebüsche oder Gesträuche, sind im tropischen Amerika sehr entwickelt. So bilden sie einen wesent-

lichen Theil der Küstenvegetation im östlichen mittleren Mexiko (Fig. 128). Namentlich aber überziehen sie, unter dem Namen „Caatingas“ bekannt und gefürchtet, ausgedehnte regenarme Landschaften in Brasilien, zwischen den Savannen (campos) des Südens und den Regenwäldern des Amazonas und seiner Nebenflüsse. Sie wechseln vielfach mit den Savannen ab und zwar sind, wie in allen trockenen Gebieten, edaphische Einflüsse für den Wechsel des Vegetationscharakters in erster Linie maassgebend, indem sich die Savanne auf dem festeren, bei Regen oberflächlich benetzten, das Gehölz aber auf sandhaltigem, für Wasser sehr durchlässigem Boden behauptet. Die Caatingas stellen dornige, vorwiegend von Mimoseen gebildete Gebüsche dar, in welchen mehr oder weniger zahlreiche Bäume sich erheben, darunter die wunderbaren, früher schon erwähnten Barrigudos und Säulencacteen. Dünne Lianen klettern zwischen dem Gesträuch, Epiphyten fehlen oder sind äusserst spärlich. Die krautige Vegetation ist auf stachelige Bromeliaceen beschränkt (Fig. 193).

Die Caatingas Brasiliens sind häufig geschildert worden, namentlich durch Martius, St. Hilaire, Liais, in neuester Zeit durch Detmer. Martius entwirft von ihnen folgendes anschauliche Bild:

„Ganz anders (d. h. im Vergleich zu den Regenwäldern) verhält sich dieses mit denjenigen Wäldern, welche, vom Brasilianer mit dem Namen der Caatingas oder der lichten Wälder bezeichnet, während der Dürre ihre Blätter verlieren, und erst, wenn sich mit der nassen Jahreszeit ein anhaltender Regen eingestellt hat, wieder ausschlagen. Sie bestehen aus Bäumen von bedeutend niedrigerem Wuchs und erneuern, wenn sie entblättert sind, dem europäischen Reisenden das Bild seiner vaterländischen Laubwälder im Beginne des Winters. Sie gehören hauptsächlich den nördlichen Provinzen von Ceará, Rio Grande do Norte, Pernambuco, Piauhy, Goyaz und Bahia an, wo sie den sandigen, ur-granitischen oder jura-kalkigen Boden in ungeheueren Strecken einnehmen. Dürre, quellenarme Gegenden, deren Flüsse während des Sommers versiegen, hügeliges Land oder Ebenen, sind das Vaterland dieser sonderbaren Wälder. Nur mit Furcht und Grauen durchzieht sie der Reisende in den trockenen Monaten. So weit er blickt, umstarren ihn regungslos, von keinem Lüftchen umfächelt, die entblätterten Stämme; kein grünes Blatt, keine saftige Frucht, kein frischer Grashalm auf dem glühenden nackten Boden; nur sonderbar gebildete Cereus-Stämme, welche sich hier wie ungeheuere Candelaber erheben, dort, in geschlossene Reihen zusammengedrängt, mit ihren giftigen Stacheln drohen, scheinen noch eine Spur des flüchtigen Lebens in sich erhalten zu haben . . . Löst aber hier ein plötzlicher Regen die Banden des Pflanzenreichs . . . so ersteht, wie im Zauberschlage, eine neue Welt. Auf den vielverzweigten Stämmen spriessen Blätter von mildem Grün hervor, unzählige der seltsamsten Blumenformen entfalten sich, die Gerippe der drohenden Dornhecken und Schlingpflanzen umkleiden sich mit frischem Laube . . .“[1])

[1]) l. c. S. 16—17.

Als Charakterpflanzen der Caatingas werden von Martius erwähnt: Spondias tuberosa Arr., Anona obtusifolia Mart., Caesalpinia pubescens, glandulosa Mart., Capparis lineata Ico, longifolia, laevigata Mart., Pourretia ventricosa Mart. und Chorisia ventricosa N. M.; Thryallis brasiliensis, mehrere kleine Arten von Bombax, viele Acaciae und Mimosae, Jatrophae, „eine eckige gablige Euphorbia, die einzige Art dieser afrikanischen Form, welche uns in Brasilien vorgekommen." Die Palme auf Fig. 193 ist Cocos coronata.

Liais' Schilderung fügt derjenigen Martius keine wesentlichen Züge hinzu. Doch betont er das Vorkommen vielgestaltiger Cacteen und die grosse Menge stachlicher Bromeliaceen als Bodenkräuter.

Detmer, der die Caatingas der Prov. Bahia im September (Uebergangsmonat von Trocken- zu Regenzeit) sah, spricht sich darüber folgendermaassen aus:

„Der dürre Boden besteht aus grauweissem, lockerem Sande. Auf ihm wachsen überall, zu dichtem, zum Teil undurchdringlichem Gestrüpp vereinigte, meist völlig laublose, dornige Sträucher, die nur hier und dort von einzelnen Bäumen wenig überragt werden. Zwischen den Sträuchern erheben sich oft in grosser Anzahl ca. 20 Fuss hohe Mandacarus, d. h. Cereusbäume, deren mächtiger, an seiner Basis holziger Stamm sich weiter nach oben in einzelne dicke, 4—5 kantige, verzweigte, mit langen Dornen besetzte Aeste auflöst. Den Boden zwischen den Sträuchern bedecken sehr grosse Gravattas, erdbewohnende Bromeliaceen mit halb verdorrten scharfrandigen, rosettenartig gruppierten Blättern, über welche die vertrockneten Blütenstände emporragen, und nur wenige andere Pflanzen, die zum Theil graugrüne, stark behaarte Blätter tragen. Auch niedrige Fächer- und Fiederpalmen sind reichlich vertreten."

Den Caatingas ähnliche Dorngebüsche zeigen sich auch im südlichen Theile Brasiliens, in Minas geraes. Da sind sie nach Liais und Warming an felsige Kalkhügel gebunden und unterscheiden sich von den benachbarten Wäldern durch viel vollständigere Entlaubung, durch grösseren Reichthum des Gesträuchs zwischen den mehr getrennten Bäumen, durch mehr ausgeprägten xerophilen Charakter und im Einklang mit letzterem, durch grösseren Reichthum an Dorngewächsen und Succulenten.

Dorngehölze sind auf den Antillen reich entwickelt. Sie zeigen sich beispielsweise in grosser Ausdehnung an der Ostküste Jamaika's, wo sie namentlich aus Mimoseen und Cereus-Arten bestehen und, wie in Minas, an Kalkboden gebunden zu sein scheinen. Mehrere der kleinsten Inseln sind von ihnen fast ganz überzogen, z. B. die von Eggers geschilderten dänischen Inseln.

3. Die tropischen Grasflurformationen.

§ 1. **Allgemeines.** Während in den Gebieten mit Regen zu allen Jahreszeiten die Grasflur eine ganz untergeordnete Rolle spielt und ihr

---

[1]) l. c. S. 77.



Fig. 193. Tropisches Dorngehölz: Caatingawald im unbelaubten Zustande. Prov. Bahia, Brasilien. Nach Martius.

beschränktes Auftreten standortlichen Einflüssen verdankt, nimmt sie in den Gebieten mit markirten Trockenzeiten, namentlich in Afrika und in Süd-Amerika, gewöhnlich in Form der Savanne, weniger häufig als Steppe ausgedehnte Areale ein.

Das Bild der tropischen Savanne bleibt überall wesentlich das gleiche, wenigstens in den Niederungen (Fig. 127 und 195). Hohe, in manchen Gebieten über manneshohe Gräser entspringen in dichten, durch nackte Zwischenräume getrennten Büscheln dem physikalisch



Fig. 194. Dorngebüsch auf Kalkboden in Minas geraes. Uvaria macrocarpa, Cereus coerulescens. Nach Warming.

und chemisch sehr verschiedenartigen, häufig durch Eisenoxyd rothgefärbten Boden. Auf den Hochebenen wird der Graswuchs niedriger, manchmal nicht höher als auf unseren Wiesen und mehr von Stauden und Halbsträuchern durchsetzt. In größeren oder kleineren Abständen erheben sich Bäume, meist krüppelhafte, knorrige, an unsere Aepfelbäume erinnernde Zwergbäume, zuweilen jedoch hochstämmige Bäume, welche gewöhnlich charakteristischen, dem Wald fehlenden Arten angehören. Außer dicotylen Laubbäumen kommen auch Palmen in der Savanne vor.

Durch dichteres Zusammentreten der Bäume geht die Savanne allmählich in den Savannenwald, durch Verschwinden der Bäume in die Steppe über. Solche Uebergänge sind häufig und werden zuweilen durch klimatische Ursachen, häufiger jedoch durch Wechsel der Bodenbeschaffenheit bewirkt.

§ 2. **Afrikanische Savannen.** Eine anschauliche Schilderung hat Pechuel-Lösche von den Savannen an der Loangoküste gegeben, die für die Physiognomie der Savannen in Niederungen überhaupt als typisch gelten können. Allerdings fehlen in dem Bilde der Baobab

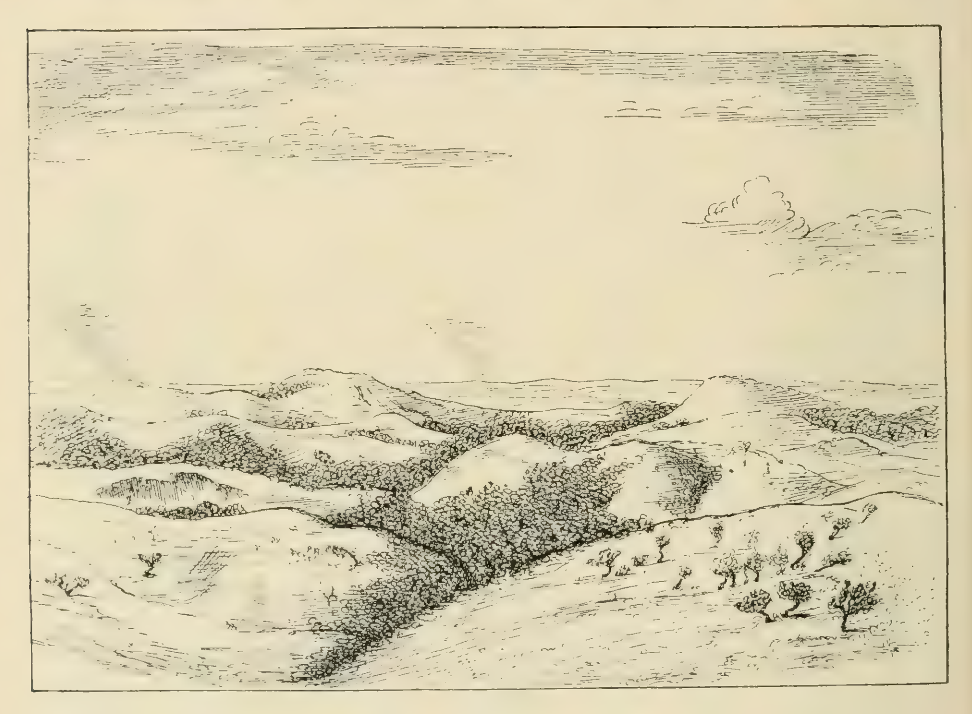


Fig. 195. Landschaft bei Lagoa Santa in Minas geraes. Auf den Rücken Savanne (Campos), in den Thälern Wald. Nach Warming.

(Adansonia digitata) und die derbblätterigen Zwergbäume, die vereinzelt aus dem Grase hervorwachsen und die der Verfasser anderwärts beschreibt. Zwei Formen der Savannen werden von ihm unterschieden, die offene und die geschlossene: „Die ersteren bestehen aus minder voll bestockten und locker vertheilten schmiegsamen Gräsern unter Manneshöhe, welche das Durchstreifen und eine genügende Umschau gestatten: die letzteren aus enggedrängten, steifen und kräftiger aufschiessenden, welche den Eingeborenen fest umschliessen und ein Abweichen vom gebahnten Pfade theils sehr erschweren, theils gänzlich verhindern.“ „Räumlich waltet die offene Grasflur vor. Die Haupt-

masse derselben liefern durchschnittlich einen Meter hohe Gramineen. In vielen Gegenden finden sich allenthalben zwischen diesen verstreut graciös im Winde schwankende, sehr lockere Garben eines schönen drei Meter hohen Andropogon und Cymbopogon und ein niedriges Ctenium. Die geschlossene Grasflur, auch wo sie zum niederen Dschungel umgewandelt ist, wird fast ausschliesslich durch Paniceen gebildet, deren starre Halme vier und fünf Meter hoch aufschiessen. Letztere Grösse ist indessen schon eine verhältnissmässig bedeutende und ungewöhnliche, nach zahlreichen Messungen ist eine Länge von



Fig. 196. Aus der westafrikanischen Savanne. Anona senegalensis, Gräser und Termitennester. Loango. Nach Pechuel-Lösche.

fünf und einem halben Meter als die äusserste Grenze des Wachsthums zu betrachten."

. . . „Die Vegetationszeit aller Campinengräser [1]) fällt in die gewitterreiche Zeit; bevor diese zu Ende gegangen, haben sie ihre Samen gereift und beginnen abzusterben wie das Getreide unserer Felder. Selbst während ihrer kräftigsten Entwickelung zeigen sie nicht das saftige, erfrischende Colorit unserer Wiesen, weil die aufschiessenden Halme stets mit vertrockneten, niedergebrochenen oder ruthengleich emporschauenden untermischt sind, welche dem ohnehin matten Grün

---

[1]) Campine = Savanne.

einen fahlen gelblichen oder bräunlichen Farbenton verleihen. Diese verdorrten Reste liefern auch mitten in der Regenzeit dem Feuer hinreichende Nahrung und ermöglichen ein theilweises Niederbrennen oder doch Absengen der Bestände. Bis auf den Grund von den Flammen gereinigte Strecken erinnern, von fern betrachtet, in den ersten Tagen des Wachsthums, wenn die unzähligen jungen Schösslinge und Blattspitzen hervorkommen, zuweilen lebhaft an die auf unseren Feldern spriessenden Saaten."

„Der reiche Blütenschmuck mannigfaltiger Staudengewächse. welcher die Weideländer anderer Erdtheile ziert, die vergängliche Pracht der Zwiebelgewächse vieler Steppengebiete ist den Campinen fremd. Nur in den offenen finden sich verstreut einige Kinder Floras: mattroth oder gelb blühende Indigo-Stauden, eine niedliche Striga lutea Louret mit brennend rothen, die zierliche Cassia mimosoides L. mit goldgelben, stellenweis auch ein Clerodendron mit lebhaft scharlachrothen Blüthen. Seltener gedeihen zwischen den Gräsern Vernonieen, die violette V. cinerea Less. und die weiss oder leicht rosa blühende V. senegalensis Desf.; die letztere ist eine der verbreitetsten . . . ."[1])

Die afrikanischen Savannen besitzen nicht bloss Zwergbäume, sondern auch grosse, ja riesenhafte Bäume. Der berühmteste dieser Riesen der Savannen ist der Affenbrotbaum oder Baobab, Adansonia digitata, „ein verschiedenartig entwickelter, in der Regel aber wohlgewachsener Baum von gigantischer Gestalt, dessen Stamm und Geäst von übermässiger, man könnte sagen, ungeschlachter Dicke erscheinen."[2]) Der Baobab ist durchaus auf offene Landschaften, namentlich Savannen beschränkt und beherrscht auf weiten Strecken die letzteren vollständig.

„Im Allgemeinen ähnelt die Gestalt des Affenbrotbbaumes der unserer riesigen, auf Hutungen wachsenden Eichen. Wie diese besitzt er mannigfaltige individuelle Verschiedenheiten, zeigt jedoch in der Regel ein weniger knorriges und nicht in so scharfen Biegungen verlaufendes Astgerüst. Man könnte behufs schärferer Eintheilung einen dreifachen Habitus der Adansonia aufstellen. Ihr massiger, astloser Stamm ist entweder walzenrund, fast gleichmässig dick und trägt säulenähnlich in grosser Höhe den Wipfel; oder ist kurz, auffallend gedrungen und gewulstet und zertheilt sich unfern vom Boden in eine Anzahl gleichwertiger Aeste; oder er sendet schon von geringer Höhe an riesiges Astwerk aus, bleibt aber bis mindestens ca. zwei Drittel Entfernung vom Boden, als Haupttheil des Baumes deutlich erkennbar."[3])

Eine zu Landàna stehende Adansonia der ersten Form maass nach Pechuel-Lösche bis zu den ersten Aesten an 17 m, bei einem Umfange von 8 m.

---

1) l. c. S. 130—132.

2) l. c. S. 178.

3) l. c. S. 177.



Fig. 197. Aus der westafrikanischen Savanne. Adansonia digitata, der Baobab. Im Hintergrund Oelpalmen: Elaeis guineensis. Loango. Nach Pechuel-Lösche.

Der Umfang des Stammes eines bei Ambrisette stehenden Baumes der zweiten Form betrug 27 m.

„Eine besondere Wichtigkeit gewinnt die Adansonia, da sie ein Wahrzeichen der offenen Landschaft ist. Sie braucht Raum, Luft und Licht; werden ihr diese Bedingungen des Gedeihens beschränkt, so verkümmert sie und geht zu Grunde. Die freie Grasflur ist ihre Heimath; im Hochwalde habe ich sie niemals gefunden. Im Uebrigen ist es ihr aber gleichgültig, ob sie hart am Wasser oder auf trockenen Hügelkuppen wächst; einige habe ich sogar auf vollständig versumpften Stellen gefunden. Sobald sich jedoch Buschwald um sie ansiedelt und Bäume sie einzuschließen beginnen, zeigt sie bedenkliche Spuren des Verfalles: sie wird erdrückt, verliert ihr Geäst und bricht endlich ganz und gar zusammen.“ [1])

Das Holz des Baobab ist schwammig weich, saftig und stellt ein mächtiges Wasserreservoir dar, dem derselbe sein Bestehen und seine mächtige Entwickelung in der Savanne verdankt. Während der trockenen Jahreszeit ist er übrigens unbelaubt.

Kürzer aber ebenfalls sehr anschaulich wird von Hans Meyer die östliche tropisch-afrikanische Savanne geschildert. Sie besteht vorwiegend aus Gras und kleinen Stauden, wenigen Dornsträuchern; alle 100—200 Schritt erhebt sich ein Baum oder Busch von der Mimosenform, d. h. mit doppeltgefiederten Blättern. Das Gras bildet keine geschlossene Narbe, sondern wächst in getrennten Büscheln, deren Zwischenräume von nacktem, rothem Lateritboden eingenommen sind. Meist stehen die Bäume so weit auseinander, dass man nach allen Richtungen kilometerweit zwischen ihnen hindurchsehen kann, seltener rücken sie zusammen und geben der Landschaft ein parkähnliches Aussehen.

Als Beispiel der systematischen Zusammensetzung der inneren ostafrikanischen Grasflur möge hier einiges aus den Ausführungen Engler's über die von ihm Hochgrassteppe, Buschgrassteppe und Baumgrassteppe genannten Formationen entnommen werden.

Die Hochgrassteppe, die auch nach unserer Terminologie zu den Steppen gehört, besteht hauptsächlich aus Andropogoneen mit 1—2 m hohen Halmbüschen; es treten aber noch zahlreiche andere, meist weniger hohe Grasformen hinzu, Paniceen (Tricholaena, Setaria, Pennisetum), Agrostideen (Sporobolus, Aristida gracillima), Chlorideen (Enteropogon, Chloris, Leptochloa, Lepidopironia), Aveneen (Tristachya, Trichopteryx), Festuceen (Eragrostis). Die untergeordnet zwischen den Gräsern wachsenden Kräuter sind „theils Zwiebelgewächse oder Rhizompflanzen mit einzelnen blühenden Sprossen, theils Stauden, welche aus kurzem, niedrigem Grundstock ein Büschel von blühenden Sprossen emporsenden.“ Die krautigen Monocotylen sind nicht zahlreich. Engler erwähnt namentlich Aneilema Johnstonii, Commelina bracteosa, Chlorophytum macrophyllum und Chl. tuberosum, Gloriosa virescens, ferner einige Scilla-Arten, Asparagi, einzelne Amaryllidaceen (Haemanthus, Hypoxis), Iridaceen

[1]) l. c. S. 181.

(Acidanthera), Orchidaceen (Lissochilus, Habenaria). Unter den [Dicotylen nehmen grau-grüne, nicht selten 1—2 m hohe Amarantaceen eine hervor-



Fig. 198. Baumartige Euphorbia in der Savanne. Deutsch-Ost-Afrika. Nach einer Photographie.

ragende Stellung ein; sie gehören namentlich zu Celosia, Digera, Sericocomopsis, Pupalia, Aerua, Achyranthes, Nothosaerua. Die Nyctaginaceen sind

durch das häufige Unkraut Boerhaavia diffusa, die Aizoaceen ziemlich schwach mit Trianthema pentandrum und Glinus lotoides, die Phytolacaceen mit zwei einjährigen fleischigen Kräutern, Limeum viscosum und Giesekia pharnaceoides vertreten. Talinum patens, ein succulenets Unkraut aus der Familie der Portulacaceen ist gemein. Die Cruciferen treten ganz zurück (2 Farsetia-Arten). Ein Hauptcontingent liefern die Papilionaceen, namentlich Arten von Indigofera und Tephrosia, ausserdem verschiedene Hedysareen (Zornia, Stylosanthes, Desmodium, Pseudarthria), Phaseoleen (Rhynchosia, Eriosema) u. a. m. Die Caesalpiniaceen sind schwach mit einigen Cassien vertreten. Ziemlich zahlreich sind die Polygala-Arten, die Malvaceen und Sterculiaceen. Die Euphorbiaceen treten zurück, die Umbelliferen fehlen.

Unter den Sympetalen spielen Asclepiadaceen (Gomphocarpus, Stathmostelma. Schizoglossium) und Convolvulaceen (Convolvulus, Ipomoea, namentlich Astrochlaena) durch massenhaftes Auftreten und durch grosse Blüthen eine auffallende Rolle. Zahlreich sind auch die Labiaten (namentlich Leucas-Arten), am zahlreichsten aber unter allen Dicotylen die Acanthaceen (namentlich Arten von Justicia, Barleria, Blepharis capensis, Neuracanthus scaber). Die in der südamerikanischen Prärie so reich entwickelte Familie der Compositen ist in der afrikanischen formenarm und auf einige namentlich zu den Vernonieen und Inuleen gehörige Arten beschränkt. Endlich liefern auch die Gentianaceen (Enicostemma verticillatum), die Boraginaceen (Heliotropium-Arten), die Verbenaceen (Leptostachya), die Scrophulariaceen (Striga, Scoparia), die Solanaceen (Solanum), die Cucurbitaceen (Corallocarpus, Cucumis), die Passifloraceen (Tryphostemma, Adenia) und die Rubiaceen (Oldenlandia) untergeordnete Bestandtheile.

Engler's Buschgrassteppe, nach unserer Terminologie eine Strauchsavanne, trägt einzeln oder in kleinen Gruppen, verschiedenartige Sträucher. Vertreten sind Anonaceen (Anona senegalensis), Capparidaceen (Capparis, Courbonia, Cadaba, Maerua, Tylachium), Leguminosen (Acacia, Diphaca), Malpighiaceen (Diaspis albida, Triaspis auriculata), Euphorbiaceen (Phyllanthus-, Bridelia-, Acalypha-, Flueggea-Arten), Anacardiaceen (Rhus villosa, Rh. glaucescens), Celastraceen (Gymnosporia senegalensis), Sapindaceen (Deinbollia borbonica), Rhamnaceen (Zizyphus Jujuba), Thymelaeaceen (Gnidia), Verbenaceen (Bouchea pterygocarpa), Acanthaceen (Blechum hamatum, Hygrophila Volkensii), Rubiaceen (Crossopteryx africana, Gardenia Thunbergii).

Die Bäume in Engler's Baumgrassteppe, nach unserer Terminologie eine ächte Savanne, sind vorwiegend Acacien (A. subulata, A. Seyal, A. spirocarpa, A. Senegal u. a. m.). Hervorragende Bestandtheile sind ferner Adansonia digitata, der Baobab, und Kigelia aethiopica, ein Baum, der bis 25 m hoch wird bei einem Stammumfang von 8 m. Auch Dumpalmen (Hyphaene-Arten) treten in manchen Savannen massenhaft auf. Andere Bäume der ostafrikanischen Savanne sind: Dalbergia melanoxylon (Papilion.-Dalbergieae), Poinciana elata (Caesalpiniaceae); Zizyphus mucronata und Berchemia discolor (Rhamnaceae), Sterculia-Arten; Odina tomentosa und Heeria insignis (Anacardiaceae); Combretum und Terminalia (Combretaceae); Spathodea nilotica (Bignoniaceae); Strychnos-Arten.



Fig. 199. Savannenlandschaft in Deutsch-Ostafrika. In der Mitte ein Termitennest. Rechts Sterculia appendiculata und eine Dumpalme (Hyphaene coriacea). Nach einer Photographie.

§ 3. **Amerikanische Savannen.** Humboldt, der in seinen Ansichten der Natur die erste Schilderung der tropischen Grasflur für die Llanos Venezuela's gegeben, hat letztere als unermessliche, baumlose Grasfläche gesehen. Nicht nur ich selbst, der bloss einen sehr kleinen Theil der Llanos gesehen hat, sondern auch Carl Sachs, der dieselben nach verschiedenen Richtungen durchstreifte und vielfach dieselben Gebiete, wie Humboldt, bereiste, haben von den Llanos andere Eindrücke mitgebracht. Nicht die von Humboldt beschriebene uferlose



Fig. 200. Llanoslandschaft mit Copernicia tectorum, letztere zum Theil von epiphytischem Ficus befallen. Venezuela. Nach C. Sachs.

Grasflur hat sich unseren Augen gezeigt, sondern eine parkartige Landschaft, in welcher Gehölze Oasen und Streifen in der Grasflur bilden und in welcher letztere meist auch nicht als baumlose Steppe, sondern gewöhnlich als spärlich von Einzelbäumen besäete Savanne sich vorstellt.

Ein ähnliches parkähnliches Aussehen, eine ähnliche Ausbildung der Grasflur als Savanne ist nach den Schilderungen Schomburgk's dem guianischen Savannengebiete eigen: „. . .“ Waldungen, ich habe sie mit dem Namen Oasen belegt, hier von meilenweiter, dort von geringerer Ausdehnung, am



Fig. 201. Camposflora von Minas geraes. Compositen. *1* Baccharis serrulata var. Pingraea. *2* B. rufescens. *3* Riencourtia oblongifolia. *4* Vernonia elegans. *5* Micania officinalis. *6* Brickellia pinifolia. *7* Eupatorium horminoides. Nat. Gr. Nach Flora brasiliensis.

häufigsten von kreisförmigem Umfang, steigen, wie Inseln aus dem Meere, aus der Savanne auf. . . Ein meist 100 bis 200 Fuss, oft noch breiterer Vegetationssaum, weniger üppiger, aber sehr dicht verwachsener Bäume und Sträucher begleitet die Savannenflüsse. . . Die Gräser (der Savanne) mit ihren gelben Halmen sind rauhhaarig, sparrig, bestehen grösstenteils aus Cyperaceen und werden durch eine Menge stachliger, holziger, krautiger Pflanzen aus der Familie der Malpighiaceen, Leguminosen, Rubiaceen, Myrtaceen, Malvaceen, Convolvulaceen, Menispermaceen, Apocynaceen u. a. m. durchsetzt. Der Wuchs der hier und da, besonders auf Erhebungen auftretenden, isoliert stehenden Bäume, als Curatella, Bowdichia, Psidium, Rhopala u. a. m. ist ein krüppel-



Fig. 202. Aus den brasilianischen Campos (Minas geraes). Das Bäumchen: Andira inermis (?). Links: Bromelia bracteata. Ausserdem Eremanthus sphaerocephalus und Ipomoea sp. Nach Warming.

hafter; nie findet man diese in den Waldungen. Die sumpfigen Niederungen der Savanne werden grösstentheils von der Mauritia flexuosa, hier vereinzelt, dort förmliche Wälder bildend, eingenommen." (Reisen III. S. 798).

Aehnlich wie die Llanos und das Savannenland Guiana's stellen die Campos Brasiliens nicht eine gleichmässig über ein weites Areal ausgebreitete Formation, sondern eine reich gegliederte, wellige Parklandschaft dar, an welcher verschiedene Formen der Gehölze und der Grasflur, allerdings unter Vorherrschaft der letzteren, theilnehmen.

Auch de Saint-Hilaire schildert die Campos von Minas geraes als ein hügeliges Gebiet, dessen Niederungen echte Savanne mit Krüppel-

bäumen tragen, während die Höhen von reiner Steppe bedeckt sind. Doch ist das Camposgebiet keineswegs waldlos: „Wo inmitten der freien und nur welligen Oberfläche dieses ungeheuren Gebiets ein feuchtes und tiefes Thal sich zeigt, wo am Abhang eines Hügels eine Vertiefung vorhanden ist, da kann man sicher sein, eine Baumgruppe zu finden.“[1])

Die krautige Vegetation der Savannen hat höcht wahrscheinlich überall xerophile Structur; doch liegen darüber nur wenige Untersuchungen, diejenigen Warming's, für die Camposvegetation vor. Nach demselben haben viele Kräuter, Dicotylen wie Monocotylen, Knollen, welche als Haupt- oder Nebenfunction diejenige von Wasserspeichern besitzen (Fig. 203 u. 204). Die Grasblätter sind schmal und steif, die Blätter der Dicotylen sind meist klein und hart, oft bis zu vollkommener Aphyllie reducirt.



Fig. 203. Aus den brasilianischen Campos (Minas geraes). Vernonia desertorum. Nat. Gr. Nach Warming.

Warming hat die systematische Zusammensetzung (Fig. 201 bis 204) der Campos von Lagoa santa in Minas geraes genau untersucht. An krautigen Arten fand er 554. Der Menge der Individuen nach wiegen die Gräser vor, deren ca. 60 Arten namentlich zu den Paniceen (Paspalum, Panicum) und Andropogoneen (Andropogon u. a.) gehören. Der Zahl der Arten nach überwiegen die Compositen, vornehmlich Vernonieen (Vernonia) und Eupatorieen (Eupatorium), auch Asteroideen, Inuloideen, Helianthoideen, Helenioideen, Mutisieen. Die Ligulaten sind nur durch ein Hieracium vertreten. Sehr zahlreich sind auch die Papilionaceen (60—70 Arten), während die Caesalpiniaceen und Mimosaceen nur einige Arten aufzuweisen haben. Zu den stark vertretenen Familien gehören auch die Orchideen (35—40 Arten), und mit 20—25 Arten die Cyperaceen, Labiaten, Asclepiadaceen, Convolvulaceen, Euphorbiaceen, Rubiaceen. Die Polygalaceen haben 10—15 Vertreter, 5—10 die Iridaceen,

[1]) l. c. S. 9.

Apocynaceen, Melastomaceen, Verbenaceen, Acanthaceen, Gentianaceen, Scrophulariaceen, Caesalpiniaceen, Mimosaceen, Amarantaceen, Malvaceen; 3—4 Arten die Malpighiaceen, Cucurbitaceen, Ampelidaceen, Umbelliferen, Polypodiaceen, Sterculiaceen; 1—2 Arten die Oxalidaceen, Gesneraceen, Turneraceen, Passifloraceen, Bromeliaceen, Menispermaceen, Commelinaceen, Lobeliaceen, Anonaceen, Aristolochiaceen, Rhamnaceen, Boraginaceen, Hypoxydaceen, Eriocaulaceen, Cordiaceen, Moraceen, Lauraceen, Droseraceen.



Fig. 204. Brasilianische Camposflora. Gomphrena jubata. Nat. Gr. Nach Flora Brasiliensis.

Sträucher hat Verf. an 170—180 Arten gefunden. Besonders zahlreich sind unter ihnen die Myrtaceen und Malpighiaceen; dann kommen die Melastomaceen und Compositen. 5—10 Arten haben die Euphorbiaceen, Lythraceen, Rubiaceen, Anonaceen, Papilionaceen, Caesalpiniaceen, Mimosaceen aufzuweisen. Durch 3—4 Arten vertreten sind die Apocynaceen, Bixaceen, Ternstroemiaceen, Loranthaceen. Auf 1 Art, höchstens 2 Arten beschränkt sind die Erythroxylaceen, Connaraceen, Sapindaceen, Dilleniaceen,



Fig. 205. Brasilianische Camposflora (Minas Geraes). *1* Sida linifolia. *2* Lippia rotundifolia. *3* Eryngium ebracteatum. *4* Tibouchina frigidula. *5* Croton antisiphyliticus. *6* Crumenaria erecta. *7* Hyptis virgata. *8* Borreria eryngioides. Nat. Gr. Nach Flora brasiliensis.

Myrsinaceen, Solanaceen, Loganiaceen, Bombaceen, Cordiaceen, Artocarpeen, Bignoniaceen, Simarubaceen, Ochnaceen, Anacardiaceen, Symplocaceen.

Die Zahl der Baumarten schätzt Warming auf 76 oder, mit Einschluss der zweifelhaften Arten, 80. Mehr als eine Art haben die Vochysiaceen 8, Papilionaceen, Myrtaceen und Compositen, je 5; Bombaceen, Malpighiaceen, Nyctaginaceen, je 4; Caesalpiniaceen, Mimosaceen, Bignoniaceen, Proteaceen, Myrsinaceen, Rubiaceen, Melastomaceen je 3; Sapotaceen, Combretaceen, Apocynaceen, Erythroxylaceen, Sapindaceen, Palmen je 2. Nur eine Art haben die Anonaceen, Araliaceen, Connaraceen, Rhizoboleen, Ternstroemiaceen, Loganiaceen, Chrysobalanaceen, Solanaceen, Verbenaceen, Lythraceen, Euphorbiaceen, Labiaten, Bixaceen, Styraceen, Ebenaceen, Celastraceen, Olacaceen, Dilleniaceen.

Auswahl der Literatur.

Die Literatur zu 1. Allgemeine Eigenthümlichkeiten etc. fällt mit derjenigen von 2 und 3 zusammen.

2. Die Gehölzformationen der periodisch trockenen Tropengebiete.

Berg, A. Physiognomy of tropical vegetation in South-America etc. 14 plates. London 1854.

Börgesen, F. og Paulsen, O. Om vegetationen paa de dansk-vestindiske öer. Kjöbenhavn 1898.

Brandis, J. I. Forest flora of Northwest and Central-India. London 1874.

— II. Report on the Attaran forests for the year 1860. Selection from the records of the Government of India. Calcutta 1861.

Cordes, J. W. H. De Djati-Bosschen op Java; hunne natuur, verspreiding, geschiedenis en exploitatie. Batavia 1881.

Detmer, W. Botanische Wanderungen in Brasilien. Leipzig 1897.

Engler, A. Die Pflanzenwelt Ost-Afrikas und der Nachbargebiete. Theil A. Berlin 1895.

Falconer, H. Reports on the teak forests of the Tenasserim provinces. With other papers on the teak forests of India. Selections from the records of the Bengal government. Calcutta 1852.

Hooker and Thomson. Flora indica. Vol. I. 1854.

Kurz, S. Preliminary report on the forest and other vegetation of Pegu. Calcutta 1875.

Liais, E. Climats, géologie, faune et géographie botanique du Brésil. Paris 1872.

Martius, C. F. P. von. I. Die Physiognomie des Pflanzenreichs in Brasilien. München 1824.

— II. Tabulae physiognomicae. Flora brasil. Fasc. I—IX. 1840—1847.

Saint-Hilaire, Aug. de. Tableau de la végétation primitive dans la province de Minas Geraes. Annales des sciences naturelles. 1831.

Schenck, H. Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. I. Theil. Jena 1892.
Schimper, A. F. W. Die epiphytische Vegetation Amerikas. Jena 1888.
Volkens, Z. Der Kilimandscharo. Berlin 1897.
Warming, E. I. Une excursion aux montagnes du Brésil. La Belgique horticole. 1883.
— II. Lagoa Santa. Kjöbenhavn 1892.

3. Die tropischen Grasflurformationen.

Man vergleiche die unter 2 citirten Arbeiten von Engler, Liais, Martius, St. Hilaire, Schenck, Schimper, Volkens, Warming.

Ausserdem:

Humboldt, A. v. Ansichten der Natur.
Jenman, G. S. Aspect and flora of the Kaieteur Savannah. Demerara 1882.
Johow, Fr. Vegetationsbilder aus West-Indien und Venezuela. III. Ein Ausflug nach der Höhle del Guacharo. Kosmos 1885.
Pechuel-Lösche, E. Die Loango-Expedition. Abtheil. III. 1te Hälfte. Leipzig 1882.
Sachs, Carl. Aus den Llanos. Leipzig 1879.
Schomburgk, R. I. Reise in Britisch-Guiana. Theil III. 1848.
— II. Fauna und Flora von Britisch-Guiana. 1848.

VI. Edaphische Wirkungen in den Tropen.

1. Edaphische Wirkungen in tropischen Binnenländern. § 1. Der Laterit. Physikalische und chemische Eigenschaften. Wirkungen auf die Vegetation. Eng-Wälder in Birmah. — § 2. Der Kalk. Ungünstiger Einfluss auf die Vegetation in den Tropen. Vorkommen der Dornwälder auf Kalkboden. — § 3. Der Humus. Seine relativ schwache Entwickelung in den Tropen. Fehlen der Torfbildung. Der Regur in Süd-Indien. — § 4. Kiesböden. Die Sal-Wälder Vorder-Indiens. Bambusenwälder. — § 5. Sumpfboden. Palmenbestände. Die Sumpfwälder in Pegu. Nicht bewaldete Sümpfe. — § 6. Die Fumarolen auf Java. Xerophile Vegetation. **2. Die Formationen des tropischen Meeresstrandes.** § 1. Eintheilung. — § 2. Offene Formationen des sandigen Strandes. Pescaprae-Formation. Strandsträucher. Pandanus. — § 3. Strandgehölze oberhalb der Fluthlinie. Vorkommen derselben im malayischen Archipel, in Pegu, in Ost-Afrika. Oekologische Eigenthümlichkeiten. Casuarina-Wälder. — § 4. Die Gehölzformationen im Bereich der Fluth. Mangrove oder Fluthgehölze. Die östliche Mangrove. Charakterpflanzen. Oekologische Eigenthümlichkeiten. Rhizophora mucronata. Viviparie und Keimung bei Rhizophoraceen, Avicennia und Aegiceras. Habitus der Mangrovegewächse. Stelzwurzeln. Pneumatophoren. Physiognomie des Mangrovewaldes in Süd-Java. Nipaformation. Uebergang in die Festlandformationen. Die westliche Mangrove. — § 5. Geographische Verbreitung der tropischen Strandformationen.

1. Edaphische Wirkungen in tropischen Binnenländern.

Die durch Unterschiede in der Beschaffenheit des Bodens bedingte floristische und ökologische Gliederung der Pflanzendecke zeigt sich weit schärfer ausgeprägt in den periodisch trockenen als in den immerfeuchten Gebieten, wo die Regenwälder sich, anscheinend ohne wesentliche Unterschiede aufzuweisen, auf die verschiedensten Bodenarten ausdehnen und nur an sumpfigen oder sehr salzreichen Standorten eine abweichende Physiognomie erhalten.

Das Auseinanderhalten physikalischer und chemischer Einflüsse des Bodens ist für die tropischen Gebiete, mangels diesbezüglicher Untersuchungen, zur Zeit noch unmöglich und das ganze Gebiet der edaphischen Wirkungen ist noch, ausser für die Strandformationen, sehr

wenig bebaut, so dass man sich zur Zeit mit der Aufführung einzelner Bodenarten und der Eigenart ihrer Vegetation begnügen muss, ohne auf die Ursachen näher einzugehen.

§ 1. **Der Laterit.**[1]) Die tropischen Zonen besitzen eine charakteristische und weit verbreitete Bodenart in dem Laterit, einem durch Eisenoxyd und Eisenoxydhydrat imprägnirten rothen oder dunkelgelben Lehm, der durch Verwitterung aller Thonerde und Eisen enthaltenden Gesteine hervorgeht und entsprechend seinem veschiedenen Ursprung, sowohl in seinen chemischen wie in seinen physikalischen Eigenschaften manche Unterschiede aufweist. Wohltmann trennt vom eigentlichen Laterit, der harte glasige oder zellige, aus Eisenoxyd oder Eisenoxydhydrat bestehende Concretionen enthält und auf die Tropen beschränkt ist, die Rotherde, welcher solche Concretionen fehlen und die namentlich im extratropischen Südamerika, jedoch auch in den Mittelmeerländern eine wichtige Rolle spielt.

Bei aller chemischen Verschiedenheit der Laterite sind einige negative und für die Vegetation wichtige Merkmale ihnen gemein, nämlich grosse Armuth an Alkalien und Kalk, bezw. gänzliches Fehlen derselben und geringer Gehalt an Phosphor, Magnesia und Schwefel. Die Hauptbestandtheile sind Kieselsäure, Thonerde und Eisenoxyd in sehr wechselnden Verhältnissen.

Von der grossen Ungleichheit der chemischen Zusammensetzung der Laterite giebt folgende, von Wohltmann zusammengestellte Tabelle eine Vorstellung:

	Malansch (Inner-Afrika)	Tafelberg	Gabun	Rogoon (ungef.)
SiO^2	80.5 %	53.5 %	10.4 %	37.0 %
Al^2O^3	11.1 —	26.8 —	17.8 —	6.0 —
Fe^2O^3	4.0 —	9.8 —	58.0 —	47.0 —

Physikalisch ist der Laterit durch sehr geringe, wasserhaltende Kraft charakterisirt; namentlich sind alte, ausgelaugte, schlackenreiche Laterite sehr durchlässig. Als nährstoffarme, schnell trocknende Bodenart stellt der Laterit, namentlich nach dem Auswaschen seiner feinkörnigen Bestandtheile, ein für das Pflanzenleben sehr ungünstiges Substrat dar. In wiefern der grosse Eisengehalt die charakteristischen Eigenthümlichkeiten der Vegetation mitbedingt, ist zur Zeit noch unbekannt.

Laterit, vornehmlich in seinen steinigen, porösen Formen bedingt eine sowohl ökologisch wie floristisch charakteristische Physiognomie des Waldes, welche von Brandis und Kurz für Birmah geschildert worden ist.

1) Wohltmann l. c. S. 145.

Bezeichnend ist für die dortigen Lateritgegenden der Engbaum, Dipterocarpus tuberculatus, welcher den Wald durch sein geselliges Auftreten beherrscht und sich dadurch wesentlich von den anderen Bäumen des letzteren unterscheidet, dass er normalen hohen Wuchs zeigt, während andere Bäume auf knorrige, mehr oder weniger zwerghafte Gestalten reducirt sind. Solche Wälder wurden von Brandis und Kurz „Engforests" genannt.[1])

§ 2. **Der Kalk.** Der Kalk scheint in warmen Klimaten eine wesentlich andere Wirkung auf das Pflanzenleben auszuüben als in temperirten und kalten. Die Verwitterungsböden von reinem Kalkgestein bieten weniger günstige Bedingungen für den Pflanzenbau und die Zahl der Gewächse, deren Entwickelung durch Kalkdüngung günstig gefördert wird, ist kleiner in den niederen als in den hohen Breiten.[2])

Ueber den Einfluss der chemischen Eigenschaften des Kalks auf die Gliederung der Pflanzendecke ist für die Tropen ganz sicheres nicht bekannt, obwohl mehrere Arten an Kalkboden gebunden zu sein scheinen. Die bis jetzt nachgewiesenen Wirkungen des Kalkbodens sind auf steinige, humusarme Standorte in periodisch trockenen Gebieten beschränkt und wohl in erster Linie auf die geringe wasseraufsaugende Kraft des Kalks, also auf eine rein physikalische Eigenschaft zurückzuführen.

Im Klima des Monsunwaldes bedingt Kalkboden der erwähnten Beschaffenheit das Auftreten des am meisten xerophilen unter den tropischen Waldtypen, nämlich des Dornwaldes, bezw. der noch grössere Trockenheit anzeigenden Dorngebüsche und Dorngesträuche. Das Vorkommen des Dornwaldes auf Kalkboden im Inneren Brasiliens wurde bereits früher erwähnt. Aehnliches gilt von den periodisch trockenen Gebieten in Pegu, wo der von Kurz als „dry forest" (trockener Wald) bezeichnete, unserem Dornwald vollkommen entsprechende Waldtypus für trockenen steinigen Kalkboden charakteristisch ist. Es ist ein gebüschartiger, regengrüner Wald, „wenig einladend wegen des Vorwiegens dorniger Bäume und Sträucher." Der Baumwuchs ist hier mittelhoch (50—70', ausnahmsweise bis 100'). Acacia Catechu (Sha) ist in solchen Wäldern oft die herrschende Baumart (Sha-Wälder). Endlich wurden von Warburg Wälder und Gebüsche ähnlichen ökologischen Charakters für Kalkboden auf Ceram-Laut beschrieben.

Warburg beobachtete auf fast humusfreien Kalkfelsen, wenn dieselben nur hinreichend zerklüftet waren, eine mannigfaltige primäre Waldvegetation, die hauptsächlich aus zum Theil mit Stacheln ausgerüsteten Büschen bestand. Eine oder zwei endemische Arten wurden nur dort gefunden. Vorwiegend waren folgende Arten: Trema virgata Bl., Dalbergia densa Benth., Eugenia Reinwardtiana D. C., Zanthoxylum diversifolium Warb., Atalantia paniculata

[1]) Vgl. S. 379.

[2]) Wohltmann l. c. S. 134—135.

Warb., Breynia cernua Müll.-Arg., Acalypha grandis Müll.-Arg., Flagellaria indica L., Citrus Hystrix D. C. Stellenweise zeigten sich Bestände einer kleinen Bambusee, Schizostachyum Zollingeri.

§ 3. **Der Humus.**[1]) Humusreiche Böden nehmen in den Tropen weniger grosse Areale als in den temperirten Zonen ein und reine tiefgründige Humusböden sind sehr selten. Die Armuth an Humus ist eine Folge der Förderung der Entwickelung der Mikroorganismen durch die wenigstens zeitweise mit grosser Feuchtigkeit verbundene tropische Hitze. Zudem werden die organischen Zersetzungsprodukte, namentlich die löslichen, in regenreichen tropischen Gebieten, entsprechend der grossen Menge und Intensität der Niederschläge in so grossem Maassstabe fortgespült, dass viele tropische Flüsse, namentlich in der Regenzeit eine kaffeebraune Farbe annehmen.

Humusreicher Boden mit 8—9 % organischer Substanz zeigt sich zwischen den Wendekreisen, namentlich in Süd-Indien, welches zu ungefähr einem Drittel von der auch weiter nördlich vorkommenden sehr fruchtbaren, Regur genannten Schwarzerde bedeckt ist, ferner in flachen, dicht bewaldeten Gegenden, wo der Abfluss der Gewässer langsamer vor sich geht und die Beschattung den Zersetzungsprozess beeinträchtigt. Zur Torfbildung kommt es, ausser im Gebirge oberhalb 1200 m., nirgends.

§ 4. **Kiesboden.** Ein kies- und geröllreicher sehr durchlässiger Boden ist für den Baumwuchs ein ungünstiges Substrat und Standorte von solcher Bodenbeschaffenheit zeigen daher stets ein charakteristisches Vegetationsbild. Einige Pflanzen-Arten ertragen solche ungünstige Bedingungen besser als andere und bilden oft mehr oder weniger reine Bestände. Letzteres ist in Vorderindien in grossem Maassstabe der Fall für den Sal-Baum, Shorea robusta,[2]) welcher Wälder von grosser Ausdehnung in den Längsthälern (Dùn) zwischen den äusseren Ketten des Himalaya-Gebirges (Fig. 206), sodann in einem südlichen, sehr ausgedehnten tropischen Verbreitungsbezirke, der von dem nördlichen durch die Ganges-Ebene getrennt ist, bildet. Stets zeigen sich die Sal-Wälder an einen lockeren, für Wasser sehr durchlässigen Boden gebunden und fehlen, wo der Boden bindige Beschaffenheit annimmt. Maassgebend für ihr Auftreten ist überhaupt nicht das Klima, sondern nur der Boden. So fehlt der Sal-Baum in der westlichen Seite Vorderindiens, wo die herrschende Bodenart Trapp ist, während er in der klimatisch ganz ähnlichen östlichen Hälfte ausgedehnte Waldungen bildet.

Aller Wahrscheinlichkeit nach ist das Auftreten selbständiger Bambusbestände (Fig. 207) ebenfalls mit Eigenschaften des Bodens verknüpft, die anderen baumartigen Gewächsen weniger günstig sind, da dieselben, ausser in den

---

[1]) Wohltmann l. c. S. 173.

[2]) Brandis l. c.



Fig. 206. Landschaft im nordwestlichen Vorderindien, am Fuss des Himalaya. Im Hintergrund: Salwälder. Nach einem Aquarell von Lady Brandis.

Gebirgen Birmah's, wo sie stellenweise grosse Ausdehnung besitzen, rein lokal aufzutreten pflegen. Kurz bezeichnet als Substrat der Bambusbestände in



Fig. 207. Aussenseite eines Bambusenbestands. Links: Areca Catechu. Java. Nach einer Photographie.

Pegu felsigen Boden oder untiefen Alluvialboden für gewisse Arten, tiefen Alluvialboden für andere.

Die Bambusbestände verdienen mehr als irgend welche andere die Bezeichnung rein, denn sie bestehen nur aus einer Art oder zwei Arten von Bambusen und entbehren aller anderen Gewächse. Nur in den sehr dichten Wäldern bestimmter Bambusarten sollen, nach Kurz, einige Moose (Hypnum, Fissidens) und Flechten fleckenweise auf dem Boden und den Stammbasen auftreten.

Die Bambusbestände verdanken ihren Ursprung sehr häufig der Cultur. Da sie im letzten Falle von den natürlich entstandenen oft nicht mit Sicherheit unterschieden werden können, so wird das Dunkel, welches über die Bedingungen ihres Auftretens herrscht, voraussichtlich nicht leicht gelichtet werden.

§ 5. **Sumpfboden.** Andauernde grosse Nässe des Bodens ist nach den noch sehr unvollständigen Beobachtungen für die Oekologie der tropischen Vegetation von hervorragender Bedeutung. Durch Infiltration des Wassers der Flüsse und Seen werden in Grasflurgebieten die Bedingungen des Waldwuchses geschaffen und der tropophile oder xerophile laubabwerfende Wald periodisch trockener Waldgebiete wird in hygrophilen immergrünen umgewandelt. Stagnirendes Wasser bedingt noch tiefergreifende floristische und ökologische Abweichungen vom klimatischen Typus. Sumpfiger Boden ist vielfach von reinen Beständen bestimmter Palmenarten eingenommen. So sah ich Mauritia setigera auf Trinidad die einzige Vegetation sumpfiger Partien in der Savanne von Aripo bilden, andere Mauritia-Arten (M. vinifera, flexuosa) vereinigen sich in Venezuela und Brasilien an solchen Standorten ebenfalls zu reinen Beständen, Phoenix paludosa wächst gesellig in den Sümpfen des Ganges-Delta u. s. w. Es fehlt zwar nicht an gemischten Waldbeständen auf Sumpfboden, doch sind dieselben meist viel weniger artenreich, namentlich was die höheren Bäume betrifft, als diejenigen weniger nassen Bodens. Am bekanntesten sind unter ihnen die Mangroven des tropischen Strandes im Bereich der Flut; dieselben verdanken ihre Eigenthümlichkeiten theilweise dem Salzgehalt des Substrats und sollen erst später im Zusammenhang mit den übrigen Littoralformationen besprochen werden. Im Gegensatz zu den Mangroven sind die gemischten Waldbestände der Süsswassersümpfe im Innern von Birmah, Sumatra und Borneo (Fig. 208), bisher nur sehr wenig untersucht worden, obwohl sie sowohl floristisch wie ökologisch viel eigenartiges zu bieten scheinen.

Kurz bezeichnet[1]) die Sumpfwälder als „die merkwürdigsten Wälder in Birmah und von grossem Interesse für den Botaniker. Ihre Bestandtheile sind von denjenigen der benachbarten Wälder so abweichend, dass man sich unwillkürlich fragt, wie alle diese Bäume hierher gekommen sind? Die grosse Mehrzahl derselben kommt ausschliesslich in Sumpf oder an ähnlichen wasser-

[1]) l. c. S. 29.

reichen Standorten vor und sie überspringen weite Landstrecken, um an anderen, ihrem Gedeihen entsprechenden Orten wieder aufzutreten. Sie könnten die Mangroven (s. u.) der Süsswasser genannt werden, denn der Boden, auf welchem sie wachsen, ist beinahe ebenso sumpfig wie in Mangroven.“ Nach einer Mittheilung von Capt. Seaton an Kurz sollen diese merkwürdigen Wälder auf der Höhe der Regenzeit vollkommen kahl werden. Sumpfwälder zeigen sich in Birmah vornehmlich auf hohem Alluvialboden des Irawaddithals, aber auch längs des Sittang und am Fusse des Yomah. In typischer Form kommen sie in Lokalitäten, welche in der Regenzeit von bis 4—5′ (zuweilen bis 7′) Wasser bedeckt sind. Sie bestehen, wie die Regenwälder, aus mehreren Stockwerken: Hohe Bäume von 60—70′ Höhe, kleine Bäume, Sträucher und Bodenflor.



Fig. 208. Ein Sumpfwald auf Borneo. Nach einer Photographie des Herrn Prof. Dr. Kükenthal.

Die hohen Bäume bestehen, wie in den meisten Formationen mit sehr eigenartigem Substrat, aus wenigen Baumarten: Anogeissus acuminatus, Mangifera longipes und Xanthophyllum glaucum sind bei weitem vorherrschend. Die kleineren Bäume sind mannigfacher; vornehmlich sieht man Memecylon Helferi, Elaeocarpus photiniaefolia (?), Pavetta parviflora und nigricans, Gonocaryum Lobbianum, Symplocos leucantha, Glochidion sp., Hemicylia sumatrana, Flacourtia sp., Cassia Fistula, Randia sp., zwei Eugenia sp., zwei Aporosa sp., Garcinia succifolia, Barringtonia acutangula, Dalbergia flexuosa etc. Sträucher sind namentlich Glycosmis pentaphylla, Capparis disticha, Hymenocardia Wallichii, Grewia sinuata, Psilobium sp., Crataeva hygrophila, Combretum trifoliatum, Gardenia sp. Die Lianen sind zahlreich und viele sehr eigenartig,

indem sie einen kurzen, nur bis zum Niveau des Wassers zur Regenzeit sich erhebenden Stamm besitzen, aus welchem unverhältnissmässig lange und verbogene Zweige sich erheben, welche ein undurchdringliches Dickicht bilden. (Jasmium sp., Gmelina asiatica, Pachygone odorifera, Sphenodesma eryciboides, Tetracera sp., Acacia pennata?, Ancistrocladus Griffithii, Combretum tetragonocarpum, Roydsia obtusifolia, Derris scandens, D. elegans, D. uliginosa etc.). Die Bodenkräuter sind spärlich und gehören hauptsächlich Carex Wallichii an, ferner Cyperus sp., Fimbristylis sp., Arten von Polygonum, Maranta etc. Orchideen treten massenhaft als Epiphyten auf, namentlich in der Nähe kleiner Seen. In ihrer Gesellschaft wachsen grosse Farne wie Asplenium nidus etc., ferner zahlreiche Laub- und Lebermoose. Das Wasser der Tümpel und Sümpfe ist gewöhnlich sehr schmutzig und pflanzenarm; klares, reines Wasser ernährt nirgends eine sehr reiche Flora gewöhnlicher Süsswassergewächse.

Ausser den bewaldeten Sümpfen giebt es solche, die Grasfluroasen mitten im Walde darstellen. So schildert Junghuhn[1]) Sümpfe, die in Ostjava während der Regenzeit von Wasser bedeckt sind, in der Trockenzeit aber mehr oder weniger austrocknen und von rohrartigem Gras bedeckt werden. Ganz ähnliche Formationen hat Kurz in Birmah kennen gelernt. Dieselben sind während der Trockenzeit theilweise wasserlos und von weichen saftigen Grasarten bedeckt (Hymenachne myurus und interrupta, Panicum crus galli und P. antidotale, Isachne sp., Leersia hexandra neben einigen Kräutern, wie Jussiaea-, Xyris-Arten etc.), welche in der Regenzeit fluthende Wiesen bilden. Sümpfe, welche auch in der Trockenzeit sehr nass bleiben, tragen entweder eine ganz ähnliche Flora wie die periodisch trockenen oder sind von Schilf (Phragmites Roxburghii und Phragmites sp.) überzogen.

§ 6. **Fumarolen.** Auf Java wurde zuerst von Zollinger,[2]) später von Junghuhn[3]) die eigenartige Erscheinung beobachtet, dass die Vegetation in der nächsten Nähe der Fumarolen wesentlich von alpinen Arten zusammengesetzt ist, auch wenn sich dieselben 1000—1500 m unterhalb der alpinen Region befinden. Ausser den rein alpinen Arten treten an denselben Standorten auf Java Pflanzen auf, die im benachbarten Walde als Epiphyten wachsen, aber als Bodenpflanzen sonst ganz unbekannt sind.

Die von mir näher untersuchten Fumarolen Java's stellten bald trockene, von auskrystallisirtem Schwefel überzogene Spalten, bald kesselförmige Wasserpfützen dar, deren heisses, vielfach dem Siedepunkt sich näherndes Wasser (nach Junghuhn bis 197° F = 92° C) durch Gase in heftigster brodelnder Bewegung unterhalten wird. Der Boden, auf welchem solche Pfützen meist in großer Anzahl und verschiedener Größe zusammen vereinigt sind, stellt einen nassen, weissen Thon dar, dessen Ursprung von Junghuhn auf die Einwirkung von Schwefel-

[1]) l. c. S. 208.
[2]) l. c. S. 43.
[3]) l. c. S. 453; ferner Schimper I.

säure auf Trachyt zurückgeführt wird; er ist meist von einem gelben Schwefelauftrag überzogen. Vielfach ist der Boden so heiß, dass das Verweilen auf demselben ganz unmöglich ist. Aus allen Spalten und Pfützen entweichen heiße Dämpfe von erstickendem Geruche bald nach Schwefelwasserstoff, bald nach schwefliger Säure. Das Wasser schmeckt sauer und stumpft die Zähne ab.

Inmitten solcher eigenartigen Bedingungen, häufig bis hart an die brodelnden Pfützen, in heissem, saurem Boden wurzelnd, das Laub in heissen schwefelhaltigen Dämpfen gebadet, gedeihen üppige Gebüsche, die keine andere Wirkung ihrer Umgebung aufweisen, als, an besonders dampfreichen Stellen, einen weissen, mehligen Ueberzug auf Rinde und Blättern.

Die Gebüsche der Solfataren sind viel niedriger als der umgebende Wald und äusserst scharf gegen denselben abgegrenzt. Keine der kleinen Bäume und Sträucher, die den Hochwald im Unterholz bilden, treten in ihnen auf und die Waldkräuter nur in wenigen Arten und vereinzelten Individuen; auch solche Gewächse, die sonst in derselben Region an offenen Standorten auftreten, fehlen durchaus. Trotz der Feuchtigkeit der Atmosphäre und des Bodens setzt sich die Flora der Solfataren aus xerophilen Arten zusammen, — ja, beinahe alle Xerophilen der Umgebung finden sich da vereinigt. Stets zeigt sich in zahlreichen Exemplaren Vaccinium varingiaefolium, welches sonst nur die trockene alpine Region oberhalb 2600 m bewohnt, zusammen mit Rhododendron javanicum, welches auf den höchsten Wipfeln des benachbarten Waldes gedeiht, mit Ficus diversifolia, der sonst nur als Epiphyt und, auf dem Strande bei Singapore, als Halophyt vorkommt. In den Solfataren der tieferen Regionen treten noch andere sonst epiphytische Arten hinzu, wie Medinilla javanica und Rhododendron tubiflorum, während mit Zunahme des Niveau über dem Meere die alpinen Arten in den Solfataren immer zahlreicher werden (Rhododendron retusum, Gaultheria leucocarpa, Myrsine avenis etc.). Ausserdem sind einzelne nicht näher bestimmte Farne mit lederartigen Blättern und Lycopodien stets an solchen Orten vorhanden. Bemerkenswerth ist, dass, wie es Junghuhn bereits erwähnt, die Stämme der Solfatarengebüsche jeder epiphytischen Vegetation, auch der Moose und Flechten, ganz entbehren; diese sind, wie der genannte Autor sich ausdrückt, gleichsam weggefegt, — eine Erscheinung, die sich auch auf dem Meeresstrande zeigt.

Die physiologische Ursache des Auftretens einer ganz xerophilen Vegetation auf nassem Boden, in sehr regenreichem Klima, mitten im üppigsten Regenwalde, ist, wie an früherer Stelle nachgewiesen, in dem Reichthum der Solfataren an leicht löslichen Salzen, namentlich an Alaun und anderen Sulfaten, gegeben.



Fig. 169. Sandiger Meeresstrand mit Ipomoea pes caprae (Pescapraeformation) in Mexico. Nach einer Photographie von Herrn Dr. G. Karsten.

2. Die Formationen des tropischen Meeresstrandes.

§ 1. **Eintheilung der tropischen Strandformationen.** Unter den edaphischen Formationen der Tropen sind bis jetzt nur diejenigen des Strandes genauer untersucht worden. Dieselben verdanken ihre ausgeprägten Eigenthümlichkeiten theils physikalischen, theils chemischen Einflüssen und bieten, da letztere sehr wechselnd sind, eine oft schon in kurzen Abständen wechselnde Physiognomie.

Die tropischen Strandformationen können in vier Gruppen eingetheilt werden:

1) Offene Formationen auf steinigem und felsigem Boden.
2) Offene Formationen auf sandigem Boden.
3) Gehölzformationen auf sandigem oder steinigsandigem Boden.
4) Gehölzformationen auf schlammigem Boden im Bereich der Fluth.

Die Formationen des felsigen und steinigen Bodens sollen, da es darüber an Untersuchungen fehlt, unberücksichtigt bleiben. Nach meinen gelegentlichen Beobachtungen scheinen dieselben nur wenig charakteristisches zu bieten.

§ 2. **Offene Formationen des sandigen Strandes.** Der flache, sandige Strand an offenen, dem Winde ausgesetzten Küsten ist nur dürftig bewachsen. Das gleiche gilt von der äussersten Dünenreihe, während vom Meere entferntere Dünen und noch mehr die zwischen ihnen befindlichen Thälchen eine landeinwärts an Dichtigkeit zunehmende Pflanzendecke aufweisen. Die eigenthümlichsten Gewächse zeigen sich, den ungünstigen äusseren Bedingungen entsprechend, auf dem lockeren beweglichen Sande der dem vollen Anprall des Seewindes ausgesetzten Standorte. Der ökologische Charakter der Vegetation auf beweglichem Sande am Meer ist an früherer Stelle (S. 195) bereits in seinen allgemeinen Zügen dargestellt worden. Es wurde gezeigt, dass die ersten Ansiedler vornehmlich kriechende Gewächse sind, welche sich durch Adventivwurzeln festankern. Die verbreitetste dieser Pflanzen ist Ipomoea pes caprae (I. biloba), welche in der neuen wie in der alten Welt auf sandigem Strande selten fehlt und deren rasch wachsende, oft mehrere Meter lange Sprosse meist am weitesten nach dem Meere hinaus gelangen. Die Fig. 209 zeigt die Pescaprae-Formation in ganz typischer Ausbildung. In anderen Gegenden sind andere Gewächse von ähnlicher Lebensweise maassgebend, so dass man z. B. eine Canavalia-Formation, nach einer in mehreren Arten auf dem ostasiatischen Strande verbreiteten Papilionaceengattung, eine Spinifex-Formation etc. unterscheiden kann. Unsere Fig. 210 zeigt, wie die Pescapraeformation sich an geschützteren Standorten entwickelt. Die kriechenden Sprosse bedecken den Boden mit einem Netze, welches nur hier und da von



Fig. 210. Sandiger Strand in West-Java mit Ipomoea pes caprae. Strauch in der Mitte Scaevola Koenigii. Rechts: Croton sp. Nach einer Photographie.

grösseren Lücken durchbrochen ist. Einige andere Gewächse haben sich auf dem befestigten Boden angesiedelt, namentlich sind einige Gräser und zwei strauchige Arten, Scaevola Koenigii und Croton sp. erkennbar.



Fig. 211. Sandiger Strand mit Gesträuch und Pandanus sp. in Deutsch-Ost-Afrika. Nach einer Photographie.

In noch mehr geschützten Lagen aber auf weniger beweglichem, grobem oder kiesigem Sandboden werden die Sträucher zahlreicher und kleine Bäume, in der alten Welt Pandanus-Arten, treten hinzu (Fig. 211, 212).

In Ostasien sieht man besonders häufig an solchen Standorten Pemphis acidula, eine buschige strauchige Lythracee, mit kleinen, fleischigen, silbergrau beschuppten Blättern, Clerodendron inerme, einen etwas dornigen Strauch, dessen lange, von tiefgrünen succulenten Blättern bedeckte Aeste herabhängen und, nach Art der Brombeeren und anderer wenig entwickelten Spreizklimmer



Fig. 212. Gesträuchformation auf dem Meeresstrande, dicht an der Fluthlinie, bei Singapore. Pandanus sp. vorherrschend, dazwischen Scaevola Koenigii und Thespesia populnea. Nach einer Photographie von Herrn P. Groom.

wirre Dickichte bilden, wenn sie nicht eine Stütze gefunden haben, ferner Scaevola Koenigii (Fig. 212), der tropische Kosmopolit in der sonst beinahe auf Australien beschränkten Familie der Goodeniaceen, eine der merkwürdigsten Erscheinungen der Strandvegetation, dank ihrer langen, vielfach gekrümmten, wirr durcheinander wachsenden Sprossen, ihren grossen fleischigen Blättern und grossen Rispen sonderbarer weisser Blüthen, aus welchen weisse gerippte Steinfrüchte hervorgehen.

Im malayischen Archipel, und wahrscheinlich anderwärts in Ostasien, sind an solchen Standorten Sträucher und Kräuter häufig durch ein dichtes Gewirr der grünen und rothen Fäden der Cassytha filiformis verbunden und überzogen.

Die am äusseren Rande zunächst nur zerstreuten Sträucher und Bäumchen treten in grösserer Entfernung der Fluthlinie — an ruhigen Buchten jedoch schon in deren nächster Nähe — zu mehr oder weniger geschlossenen Gehölzformationen von Wald-, Gebüsch- oder Gesträuchcharakter zusammen.

§ 3. **Die Strandgehölze oberhalb der Fluthlinie.** Gehölzformationen auf dem sandigen und sandigsteinigen Strande wurden zuerst von Junghuhn für Java und von Kurz für Pegu geschildert. Aus dem Vorkommen vieler ihrer charakteristischen Arten in einem grossen Theile der alten Welt ist mit Wahrscheinlichkeit auf weite Verbreitung derartiger Formationen zu schliessen; doch ist darüber nur weniges bekannt.



Fig. 213. Strandformationen. Im Hintergrund: Strandwald (Barringtoniaformation). In der Lagune junge Rhizophoren. Java. Nach einer Photographie von Herrn Dr. Warburg.

Engler erwähnt die Strandgehölze für Ostafrika, wo sie jedoch grössere Bestände nicht zu bilden scheinen. Ueber ihr etwaiges Vorkommen in Westafrika ist nichts bekannt und ich kann mich nicht erinnern, etwas ihnen ähnliches im tropischen Amerika gesehen zu haben, obwohl es an Bäumen auf dem Strande auch ausserhalb der Mangrove (z. B. Coccoloba uvifera) nicht fehlt. Die in Brasilien „Restinga“ genannten Gebüsche sandiger Küsten scheinen des halophilen Charakters zu entbehren.

Als niedrige bis mittelhohe, hie und da durch Gestrüpp oder spärlich bewachsene Sandflächen unterbrochene Wälder habe ich die Strandgehölze namentlich an der Nordküste Java's, auf den kleinen Korallen-

inseln des Java-Meers und auf der Insel Singapore kennen gelernt. Folgende Schilderung wurde an Ort und Stelle, in einem Walde unweit Priok (Java) geschrieben; sie könnte sich aber ebenso gut auf die anderen mir bekannten Strandwälder beziehen (Fig. 213 u. 214).

„Haben wir das dichte Geflecht von Zweigen, welche durch die rothen und grünen Fäden der Cassytha häufig gleichsam zusammen-



Fig. 214. Das Innere eines Strandwaldes. Pandanus als Unterholz. Insel Singapore. Nach einer Photographie des Herrn P. Groom.

genäht sind, durchbrochen und sind in das Innere einer Waldpartie eingedrungen (Fig. 214), so tritt uns ein Bild entgegen, das ganz und gar nicht an dasjenige der meisten Tropenwälder, wenigstens derjenigen feuchter Gebiete erinnert. Auf dem sandigen oder steinigen, nackten oder doch nur von spärlichen todten Blättern bedeckten Boden erheben sich ebenfalls nackte oder einige wenige dickblätterige Epiphyten (Hoja, Dischidia-Arten) und kleine Krustenflechten tragende Stämme

die vielfach durch ein Gewirr dünner Schlinggewächse verbunden sind. Stehen die Bäume weniger dicht, so sind die Zwischenräume von struppigem Unterholz eingenommen, in welchem junge Exemplare der Baumarten mit echten Sträuchern und kleinen Pandani um den Raum streiten, oder Crinum asiaticum bildet zwischen den Stämmen manneshohe Dickichte.

„Die Blätter dieser Gewächse sind manchmal recht gross, sie zeigen aber nichts desto weniger in ihrer Structur das Gepräge ungünstiger Transpirationsbedingungen, namentlich am äusseren Rande der Formation, wo der Boden am salzreichsten ist. Das Laub der grösseren Bäume ist entweder sehr dicht, oder, wie bei so vielen Bewohnern trockener Gebiete, schirmförmig bezw. in Etagen gegliedert; die Blätter sind dick lederartig (Calophyllum inophyllum, Terminalia Katappa, Barringtonia speciosa) oder fleischig saftig (Scaevola Koenigii, Pemphis acidula, Morinda citrifolia, Clerodendron inerme, Tournefortia argentea, Ximenia americana), manchmal, an jüngeren Theilen, dicht behaart (Pemphis, Sophora tomentosa, Tournefortia, Thespesia populnea, Heritiera littoralis), selten mit Firnissüberzug versehen (Dodonaea viscosa). Casuarina equisetifolia erinnert, in grösserem Maassstab, an die Tamarix-Arten der Mediteranregion, die leicht gefiederten Albizzien und Acacien, die Zwiebelgewächse, das schmal- und hartblätterige Gras an trockene Savannen und Steppen.

Mit der Entfernung vom Meere werden die Schutzmittel gegen Transpiration weniger ausgeprägt; die dicken, saftigen Blätter von Clerodendron inerme, Ximenia americana, Wollastonia etc. werden gewöhnlichen Blättern gleich, manche ausgeprägt halophytische Arten, wie Barringtonia speciosa, Scaevola, Wollastonia, Tournefortia, nehmen mehr und mehr ab, während umgekehrt Binnenlandformen etwas zahlreicher auftreten.

Ich habe in den Strandgehölzen Java's und der benachbarten kleinen Koralleninseln folgende Baumarten beobachtet: Cycas circinalis; Pandanus, sp. div.; Casuarina equisetifolia; Calophyllum inophyllum (Guttif.); Cerbera Odollam (Apocyn.); Hibiscus tiliaceus und Thespesia populnea (Malvac.); Terminalia katappa (Combret.); Hernandia peltata (Hernand.); Heritiera littoralis (Stercul.); verschiedene Leguminosen (Inocarpus edulis; Albizzia-, Cynometra-, Erythrina-Arten; Pongamia glabra; Sophora tomentosa etc.). Die Zahl der Straucharten ist eine weit grössere, z. B. Pandani sp. d., Scaevola Koenigii, Cordia subcordata, Clerodendron inerme, Vitex trifolia, Premna integrifolia, Pemphis acidula, Ximenia americana, Dodonaea viscosa, Allophyllus sundanus, Climacandra obovata, Colubrina asiatica, Suriana maritima, Morinda citrifolia, Guettarda speciosa, Excoecaria Agallocha.

Die sehr zahlreichen Schlinggewächse sind, mit Ausnahme von Entada scandens, sämmtlich dünnstämmig, und vorwiegend Leguminosen, wie Guilandina Bonducella, Derris uliginosa, Canavalia-Arten, ferner Cassytha filiformis und Arten von Ipomoea. Die kleinen sandigen Lichtungen sind vornehmlich

von Gräsern bewachsen; andere Bestandtheile sind verschiedene Papilionaceen (Vigna-, Crotalaria-Arten etc.), einige unscheinbare Compositen (Conyza indica, Wollastonia glabra und biflora), krautige Euphorbiaceen (Euphorbia Atoto, Phyllanthus-Arten, Acalypha indica), Portulaca oleracea und P. quadrifida, und stattliche, grossblüthige Zwiebelgewächse (Tacca pinnatifida, Crinum asiaticum, Pancratium zeylanicum).

Kurz erwähnt als Bestandtheile der Strandgehölze in Birmah: Pongamia glabra, Erythrina indica, Bombax malabaricum, Hibiscus tiliaceus, Cynometra bijuga, Guettarda speciosa, Cycas Rumphii, Thespesia populnea, Scaevola Koenigii, Colubrina asiatica, Derris sinuata, Breynia rhamnoides, Caesalpinia Bondhuc, Ipomoea pes caprae, Ischaemum muticum. Epiphyten sind Polypodium quercifolium, Arten von Hoya, Dischidia und einige Orchideen. In Tenasserim kommt Casuarina equisetifolia hinzu.

Verschiedene Bäume und Sträucher der Strandgehölze gehören zu den bekanntesten und häufig cultivirten, wie Cycas circinalis und Rumphii, verschiedene grosse Pandani, Casuarina equisetifolia, Calophyllum inophyllum, Terminalia Katappa, Morinda citrifolia. Die Strandgehölze sind unzweifelhaft auch die Heimath der Cocospalme.

Eine ähnliche floristische und ökologische Physiognomie wird wahrscheinlich noch an anderen Punkten der ostasiatischen und australischen Küsten dem Strandwalde zukommen. Es giebt jedoch nicht unwesentliche Abweichungen von derselben. So gehört er in Birmah, nach Kurz, zu den periodisch völlig kahlen Gehölzen und reine Bestände von Casuarina equisetifolia ersetzen am Golf von Bengalen stellenweise den gemischten Wald.

Die Nähe des Meeres macht sich in den Strandgehölzen nicht bloss in der trotz Feuchtigkeit des Klimas und Wasserreichthum des Bodens ausgeprägt xerophilen Structur geltend, sondern auch in den Früchten, bezw. in den Samen, welche in der Regel mit Schwimmvorrichtungen versehen sind. Die meisten der an früherer Stelle (S. 32 u. f.) erwähnten charakteristischen Früchte und Samen der Driftauswürfe stammen von Bäumen und Sträuchern der Strandgehölze. So ist z. B. Barringtonia speciosa nicht bloss durch grosse Blätter und prachtvolle Blüthen ausgezeichnet, sondern ökologisch weit mehr durch die überfaustgrossen pyramidenförmigen Früchte, welche leicht sind wie Flaschenkork und deren Perikarp aus einer mächtigen Lage Schwimmgewebe besteht. Ein ähnliches Schwimmgewebe verbirgt sich unter grüner Schale in der grossen eiförmigen Frucht von Cerbera Odollam, in der kleineren, mandelähnlichen Frucht von Terminalia Katappa, unter dem dicken saftigen Mesokarp von Scaevola Koenigii, in der Samenschale von Cycas circinalis und Calophyllum inophyllum etc. Heritiera littoralis besitzt bootförmige, gekielte, hartschalige Nüsse, welche, dank einer grossen inneren Höhlung zu den besten Schwimmern gehören und die Einzelfrüchte der riesigen Fruchtstände von Pandanus sind, trotz ihrer



Fig. 215 u. 216. Mangrovelandschaft auf den Seychellen. Rhizophora mucronata.
Oben: Fluth. Unten: Ebbe.
Nach einer Photographie des Herrn Dr. A. Brauer.

schönen, anscheinend zum Anlocken der Thiere erworbenen rothen Farbe, hart und beinahe saftlos, und werden vornehmlich, wie ihre Häufigkeit in den Driftauswürfen zeigen, durch die Meeresströmungen verbreitet.

Die Schwimmfähigkeit der Samen hat die ungeheure Verbreitung der meisten Gewächse der Strandgehölze, welcher sich in dieser Hinsicht die zum Theil identischen Arten der offenen Formationen anschliessen, bedingt. Auch die Arten der nachher zu besprechenden Mangrove sind mit Schwimmfrüchten oder Schwimmsamen versehen. Doch zeigen sich die letzteren in keiner Formation in solcher Vollkommenheit und Mannigfaltigkeit wie in den Strandgehölzen oberhalb der Fluth.

§ 4. **Die Gehölzformationen im Bereich der Fluth.** Während in den tropischen wie in höheren Breiten der im Bereich der Fluth befindliche Strandgürtel, die „Schorre", an den dem Winde und starken Wellenschlage ausgesetzten sandigen oder thonigen Küsten ganz vegetationslos ist und an felsigen Küsten nur Algen trägt, ist derselbe an Buchten und Lagunen, wo die Bewegungen des Meeres und der Luft schwächer sind, von dichten, bald mehr gesträuch- oder gebüschartigen, bald waldartigen Gehölzen bedeckt, welche Mangroven oder Fluthgehölze genannt werden und welche, sowohl ökologisch wie floristisch, von allen Binnenlandformationen abweichen.

Aehnlich wie die Strandgehölze oberhalb der Fluth bestehen auch die Mangroven zum grösseren Theile aus Arten weitester Verbreitung. Doch lassen sich sehr scharf zwei grosse Areale unterscheiden, ein östliches, welches sich von Ost-Afrika über Asien nach Australien und Mikronesien erstreckt und ein westliches, welches die westafrikanische Küste und die amerikanischen Küsten umfasst.

Die östliche Mangrove.

Die östliche Mangrove, welche ihren grössten Formenreichthum in Hinterindien und im malayischen Archipel aufweist und da seine Ursprungsstätte haben dürfte, besteht, abgesehen von wenigen seltenen Arten, deren Zugehörigkeit zur Mangrove noch zweifelhaft ist, aus folgenden Formen:

Charakterpflanzen der östlichen Mangroven.

Rhizophoraceae: Rhizophora mucronata Lam., conjugata L. Ceriops Candolleana Arn., Roxburghiana Arn., Kandelia Rhedii W. et A., Bruguiera gymnorhiza Lamk., eriopetala W. et A., caryophylloides Bl., parviflora W.



Fig. 217. Mangrovelandschaft in Cochinchina zur Ebbezeit: Rhizophora mucronata. Nach einer Photographie von Herrn Dr. O. Warburg.

et A. — Combretaceae: Lumnitzera racemosa Willd., coccinea W. et A. — Lythraceae: Sonneratia apetala Ham., acida L., alba Smith. — Melia-

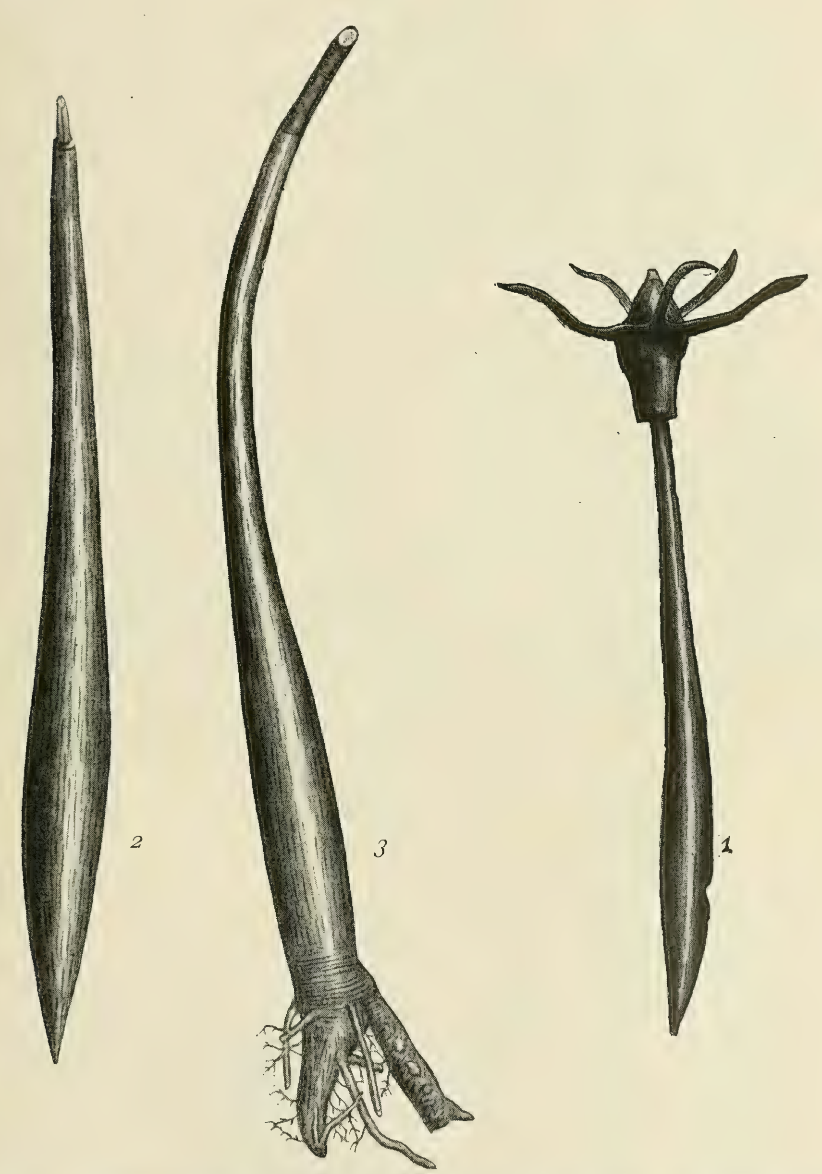


Fig. 218. Kandelia Rheedii, Keimlinge in $^3/_4$ nat. Gr. *1* Jung und noch in der Frucht steckend. *2* Abgelöst, oben mit der Plumula. *3* Nach der Bewurzelung; vom mehrblätterigen Sprosse nur die Basis. (N. d. Nat. gez. v. R. Anheisser.)

ceae: Carapa moluccensis Lam., obovata Bl. — Myrsinaceae: Aegiceras majus Gaertn. — Rubiaceae: Scyphiphora hydrophyllacea Gärtn. — Ver-

benaceae: Avicennia officinalis L., und var. alba Bl. sp. — Acanthaceae: Acanthus ilicifolius L. — Palmae: Nipa fruticans Wurmb.

Manche Arten der Strandgehölze kommen gelegentlich an trockenen Stellen der Mangroven vor, aber nur selten auf dem Schlamm (Heritiera littoralis auf Ceylon, nach Karsten).

Zur Fluthzeit sieht man vom Meere aus lebhaftgrüne, bald dicht aneinander schliessende, bald gleichsam als Vorposten einzeln sich erhebende Laubkronen diesseits der Strandlinie aus dem Meere hervorragen (Fig. 215). Zur Ebbezeit ist der Boden, soweit die Mangrove reicht, vom Meere entblösst und stellt einen blauschwarzen Schlamm dar, aus welchem die Bäume auf kurzen, aber von hohen Stelzwurzeln getragenen Stämmen sich erheben (Fig. 216). Diejenige Baumart, welche in den östlichen Mangroven die Aussenseite der Mangrove nach dem Meere hin einnimmt und durch langsames Fortschreiten eine allmähliche Hebung der Küste bedingt, ist Rhizophora mucronata (Fig. 215—217 und 227). Kein Baum der Mangrove ist besser ausgerüstet, um im weichen Schlamme der Fluthbewegung zu widerstehen, sich unter solchen schwierigen Bedingungen fortzupflanzen und aus dem häufig ganz unverdünnten salzigen[1]) Meereswasser den Transpirationsverlust zu decken. Das den Stamm tragende Gestell bogenförmiger Stelzwurzeln stellt ein vollkommenes Ankersystem dar, welches durch neue, von den Zweigen herabwachsende Wurzeln, dem Zuwachs der Krone entsprechend, verstärkt wird. Die Blätter (Fig. 17) besitzen ausgeprägte xerophile Structur, mit dicker Cuticula, grossen Schleimzellen, geschützten Spaltöffnungen und namentlich einem grosszelligen und dünnwandigen Wassergewebe, dessen Mächtigkeit mit dem wachsenden Alter des Blattes und dem correspondirenden steigenden Salzreichthum zunimmt. Alte Blätter dienen wesentlich nur noch als Wasserspeicher für jüngere Blätter.

Am merkwürdigsten ist bei Rhizophora mucronata, welcher sich in dieser Hinsicht die übrigen Rhizophoraceen der Mangrove in der Hauptsache anschliessen (Fig. 218), die Fortpflanzung. Die Frucht, eine lederartige Schliessfrucht, etwa von der Grösse einer Haselnuss, wird bald nach Abschluss ihres Wachsthums vom grünen Hypocotyl am Gipfel durchbrochen, indem der Keim eine Ruheperiode nicht durchmacht, sondern sich ununterbrochen weiter entwickelt. Das Hypocotyl hat bei Rhizophora mucronata keulenförmige Gestalt und erreicht 60 cm, zuweilen sogar noch beträchtlichere Länge, bevor es unter Hinterlassung der verwachsenen und als Saugorgan dienenden Coty-

---

[1]) Die in der Literatur häufig wiederkehrende Angabe, dass Rhizophora im reinen Meereswasser nicht vorkommt, ist unrichtig. Ich habe Rh. mucronata auf felsigem Boden der Koralleninseln des Javameeres, wo Süsswasser ganz fehlt, gedeihen sehen.



Fig. 219. Bruguiera parviflora. Früchte mit Keimlingen in verschiedenen Stadien der Entwickelung, doch keine noch ganz ausgewachsen. Süd-javanische Mangrove. Nat. Gr.

ledonen herausfällt. Entsprechend der grösseren Dicke des unteren Endes fällt der Keim senkrecht mit der Wurzelspitze nach unten in den Schlamm und erzeugt schon nach wenigen Stunden Wurzeln, welche ihn festankern; doch wird er an weniger geschützten Stellen von der sich zurückziehenden Fluth, wie das Vorkommen der Keimlinge in den Driftauswürfen zeigt, nicht selten mitgenommen. Die ausgeworfenen Keimlinge vermögen an geeigneten Standorten sich ebenfalls weiter zu entwickeln, indem der untere Theil positiven, der obere negativen Geotropismus besitzt. Auf Fig. 213 sind in einem seichten, offenbar erst kürzlich entstandenen Strandtümpel zahlreiche junge Exemplare von Rhizophora mucronata in verschiedenen Stadien der Entwickelung sichtbar.

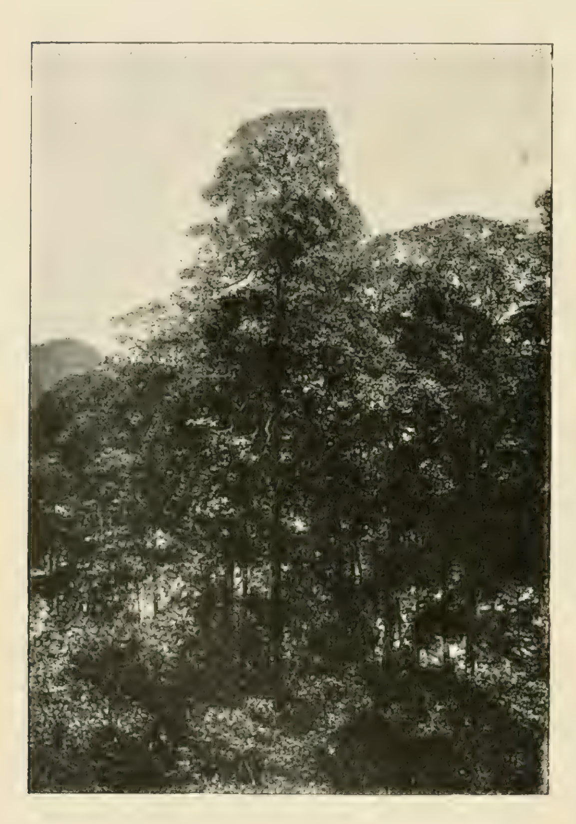


Fig. 220. Javanische Mangrove. Bruguiera gymnorhiza. Nach einer Photographie des Herrn Dr. G. Karsten.

Bei den anderen Rhizophoraceen der Mangrove sind die Keimlinge kleiner als bei Rh. mucronata und nicht immer ausgeprägt keulenförmig (Fig. 218 und 219).

Viviparie zeigt sich ausserdem bei Aegiceras majus und bei Avicennia officinalis. Die Keimlinge von Aegiceras sind hornartig gekrümmt und kleiner als diejenigen der Rhizophoraceen; sie bleiben in der dünnen Fruchtschale eingeschlossen. Diejenigen von Avicennia, die bald von der erst später aufspringenden lederartigen Fruchtschale umhüllt, bald ohne dieselbe herabfallen, sind mit krummem, dicht behaartem Hypocotyl und zwei grossen Cotyledonen versehen. Die Haare sind steif und nach oben gekrümmt und befestigen den Keimling im Schlamm. Bei den anderen Pflanzen der Mangrove ist Viviparie nicht vorhanden, doch sind die Keimlinge einiger Arten, namentlich diejenigen von Acanthus und, in Amerika, von Laguncularia immerhin viel weiter entwickelt, als es bei Binnenlandpflanzen der Fall zu sein pflegt.

Gelangt man in das Innere der Mangrove, so treten zu der Rhizophora mucronata andere Holzarten hinzu und werden mit der Entfernung vom Meere vorherrschend. Als stattlicher Baum überragt Bruguiera gymnorhiza alle anderen Mangrovebäume (Fig. 220). Die übrigen Bruguiera-Arten, Rhizophora conjugata, Ceriops Candolleana und Kandelia Rheedii sind kleinere Bäume oder Sträucher. Die oft Bestände für sich allein bildende Sonneratia acida (Fig. 221) ist ebenfalls ein kleiner Baum; die verwandte und ähnliche Sonneratia alba liebt mehr steinige Standorte und wächst häufig ganz vereinzelt an offenen Stellen, ausserhalb der eigentlichen Mangrove. Auch Avicennia officinalis bildet oft ausgedehnte buschige Bestände (Fig. 222), in welchem das graue, häufig von den hochgelben Blüthenständen bedeckte Laub nahezu bis zum Boden reicht. Aegiceras majus ist ein mässig hoher Strauch und Acanthus ilicifolius ein distelähnliches Kraut.



Fig. 221. Sonneratia acida in der javanischen Mangrove. Nach einer Photographie von Herrn Dr. G. Karsten.

Die Stelzwurzeln, welche der Rhizophora mucronata einen so eigenartigen Habitus verleihen, zeigen sich nur noch bei dem krautigen Acanthus in relativ starker Entwickelung. Sie sind bei der weniger weit als Rh. mucronata in das Meer hinaustretenden Rh. conjugata schwächer als bei letzterer entwickelt und bei den übrigen Bäumen der Mangrove gar nicht oder nur wenig ausgeprägt (Fig. 225); namentlich fehlen der letzteren die nachträglich aus den Aesten herabwachsenden Ankerwurzeln.

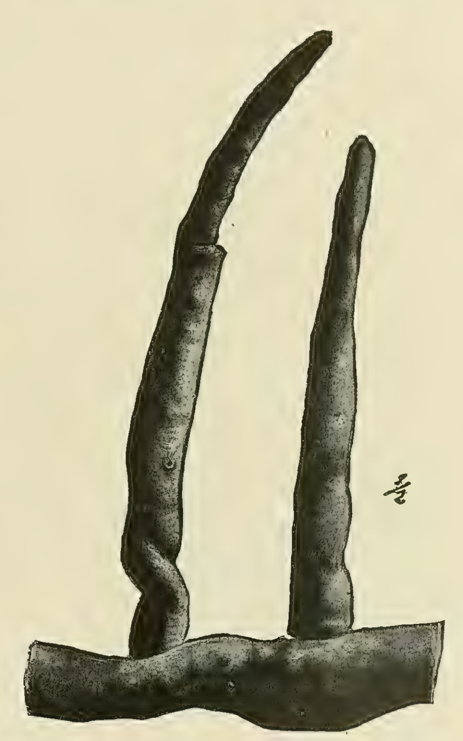


Fig. 222. Javanische Mangrove: Avicennia officinalis zur Ebbezeit. Nach einer Photographie des Herrn Dr. G. Karsten.



Fig. 223. Pneumatophoren von Mangrove-Bäumen, Java. *1* Bruguiera caryophyllata. *2* Brug. gymnorhiza. *3* Carapa obovata, junger Wurzelast. *4* Sonneratia acida. Sämmtlich verkleinert.

Hingegen sind die Wurzeln der meisten Mangrovebäume durch den Besitz höchst eigenartiger Pneumatophoren ausgezeichnet (Fig. 223, 224, 225). In einfachster Gestalt zeigen sich dieselben bei Carapa obovata (Fig. 223, *3*), wo die schlangenartig kriechenden Wurzeln mit ihrer oberen, der Klinge eines dicken Messers ähnlichen, aber von Lenticellen übersäeten Kante aus dem Schlamm hervorragen. Bei Carapa moluccensis ist das secundäre Dickenwachsthum im oberen Theile ungleichmässig, derart dass derselbe sich in fingerartige Auswüchse auflöst. Bei den Arten von Bruguiera (Fig. 223 *1* u. *2* und 225) biegen sich die horizontalen Wurzeln stellenweise zu kniеartigen, über den Schlamm hervorragenden Gebilden, die bei Bruguiera gymnorhiza grosse Lenticellen tragen, bei Bruguiera caryophyllata aber ihre Rinde allmählich abwerfen. Avicennia officinalis (Fig. 222, 224), welcher sich die beiden amerikanischen Arten anschliessen, Sonneratia acida (Fig. 223 *4*, 221) und alba, Ceriops Candolleana und die amerikanische Combretacee Laguncularia racemosa erzeugen negativ geotropische, spargelähnlich aus dem Boden hervorragende finger-, bei Sonneratia armlange negativ-geotropische Nebenwurzeln. Die Rhizophora-Arten besitzen besondere Pneumatophoren nicht, jedoch übernehmen die oberen, aus dem Schlamm ragenden Theile ihrer Stelzwurzeln deren Function.



Eig. 224. Pneumatophoren von Avicennia officinalis. Mangrove, Java. $^1/_2$ nat. Gr.

Dass die Pneumatophoren zur Sauerstoffversorgung der unterirdischen Theile dienen, wurde, wie auf Seite 84 des Näheren dargestellt, von G. Karsten und Greshoff nachgewiesen. Alle diese Bildungen sind dementsprechend mit Vorrichtungen zur Aufnahme des Sauerstoffs (Lenticellen, Spalten, dünner Kork) und zu dessen Transport (Intercellulargänge in der primären Rinde oder Bast) versehen.

In der folgenden, an Ort und Stelle geschriebenen Skizze habe ich den Versuch gemacht, eine Vorstellung von der Physiognomie der Mangrove auf Java zu geben.

Die unter dem Namen Kindersee bekannte lagunenartige Bucht in Süd-Java ist nach Süden durch die hügelige Insel Noesa-Kambangan vom Indischen Ocean getrennt, im Uebrigen zwischen den hier ganz flachen Ufern der Hauptinsel eingeschlossen. Mehrere Flüsse ergiessen in dieselbe ihre träge fliessenden Gewässer und sind, ihrem niederen Niveau entsprechend, noch in grosser Entfernung ihrer Mündung dem Einflusse der Fluthbewegungen ausgesetzt. Der Mehrzahl nach spalten sie sich in mehrere Arme. Diese Deltabildungen liegen zur Fluthzeit unter Wasser, zur Ebbezeit ein wenig über dem Niveau desselben. Ein besseres Substrat für die Entwickelung der Mangrove könnte kaum existiren und letztere ist denn auch mit seltener Ueppigkeit entwickelt.



Fig. 225. Aus der Mangrove: Bruguiera gymnorhiza mit Kniewurzeln. Ebbe. Süd-Liukiu. Nach einer Photographie von Herrn Dr. O. Warburg.

Fährt man in einem Canoe längs der Ufer der Bucht oder in einem der zahlreichen Flussarme, so erblickt man nicht immer das gleiche Bild. Weit mehr als an freien, schiefen Küsten, wo beinahe allein Rhizophora mucronata dem Anprall der Wellen Widerstand zu leisten oder sich im bewegten Wasser fortzupflanzen im Stande ist, sind auf diesen seichten Ufern, wo der Wellenschlag unbekannt ist, die Existenzbedingungen für verschiedene Arten ungefähr gleich günstig, so dass in dem Kampfe um den Raum bald die eine, bald die andere Art den Sieg davon trägt. Bald ist das Ufer von einem dichten Gürtel von Rhizophoreen eingenommen, bald fährt man längs eines Wäldchens der silbergrauen, weidenartigen Avicennia officinalis var. alba, an anderen Stellen noch ist das matte Grün der Sonneratia acida vorherrschend, oder endlich die Vorposten sind von einer schmalen Hecke der Nipa fruticans behauptet. Hin und wieder fällt die sonderbare Erscheinung einer Carapa obovata auf, deren kopfgrosse braungelbe Früchte aus der kleinen Krone hevorschimmern, oder ein von schneeweissen Blüthen und hornartigen Früchten bedeckter Busch des Aegiceras majus. Die beiden hier vorkommenden Bruguiera-Arten (B. gymnorhiza und B. parviflora) sind am Rande mehr vereinzelte Erscheinungen; um so häufiger sind sie im Inneren der Mangrove,



Fig. 226. Cocos nucifera, Nipa fructicans, Hibiscus tiliaceus (rechts) an einer Meereslagune bei Singapore. Nach einer Photographie.

wo die Kronen der Br. gymnorhiza die übrigen Bäume weit überragen, während die bedeutend kleinere und unscheinbar blühende Br. parviflora sich den Blicken mehr entzieht.

Zur Ebbezeit blickt man in das Gewirr der Rhizophorastelzen oder in den Rasen der Spargelwurzeln von Avicennia und Sonneratia, mit seiner Bevölkerung von Fischen und Krabben. Nirgends habe ich die Kniewurzeln von Bruguiera gymnorhiza in solcher Menge und Grösse gesehen. An anderen Stellen kriechen die scharfgekielten Wurzeln der Carapa obovata mit allerlei Windungen an der Oberfläche des Schlammes.

Zur Fluthzeit ist das ganze Wurzelwerk unsichtbar, sogar die untersten Blätter der Rhizophoren und der Sonneratia bleiben eine Zeitlang unter dem



Fig. 227. Aus der javanischen Mangrove: Im Vordergrund Rhizophora mucronata, Keimpflanzen tragend; im Hintergrund Nipa fruticans (Nipa-Formation). Nach einer Photographie von Herrn Dr. G. Karsten.

Wasserspiegel. Jüngere Exemplare der Rhizophora mucronata konnte ich, vom Canoe aus, in der Tiefe des Wassers erblicken.

Epiphyten sind in der Mangrove meist sehr spärlich und fehlen am äusseren Rande, auf Rhizophora mucronata, gänzlich. Offenbar entspricht ihnen die salzige Oberfläche nicht, durch welche das schon wasserarme Substrat physiologisch noch trockener wird. Nur an tiefen Buchten und im Inneren ausgedehnter Mangroven, wo der Wind salzigen Wasserstaub auf die Aeste nicht bläst, treten epiphytische Arten reichlicher auf, z. B. Platycerium grande, Pl. alcicorne, am Kindersee auch Hydnophytum montanum. Daneben sind kleine Flechten stets vorhanden, dagegen keine Moose; letztere gehören zu

den besonders salzscheuen Gewächsen. Ueber die Algen, welche die Wurzeln bedecken, wird im Abschnitt über die Wasserpflanzen berichtet werden.

Die vom Meere entfernteren Lagunen, wo der Boden zwar noch dem Einfluss der Gezeiten unterworfen, aber bereits weniger salzig ist, pflegen im tropischen Ostasien und Australien vornehmlich von den Beständen einer kurzstämmigen Palme, Nipa fruticans (Fig. 226 u. 227), umgürtet zu sein, welche stellenweise, z. B. auf Sumatra, für sich allein ungeheure Flächen bedeckt. Diese Abart der Mangrove wird am besten



Fig. 228. Mangrove auf Samoa. Innenrand auf weniger salzigem und weniger nassem Boden. An beiden Ufern Chrysodium aureum. Rechts: Hibiscus tiliaceus (?). Im Hintergrunde Cocos nucifera. Nach einer Photographie.

als Nipaformation von der eigentlichen Mangroveformation getrennt. Rhizophoraceen kommen mitten in der Nipa-Formation kaum vor, wohl jedoch einige andere Mangrovebäume wie Avicennia officinalis, Sonneratia acida und sehr häufig der Farn Chrysodium aureum.

Der allmählich wasserärmer werdende, der regelmässigen Ueberschwemmung durch die Fluth entzogene Boden jenseits der Mangrove und der Nipaformation zeigt eine zunehmende Zahl von Pflanzenarten des trockeneren salzigen Bodens, besonders zahlreich Hibiscus tiliaceus und dazwischen Chrysodium aureum (Fig. 228).

Die westliche Mangrove.

Die westliche Mangrove ist in ihrem ökologischen Charakter der östlichen sehr ähnlich, aber viel artenärmer und viel weniger reich gegliedert. Sie besteht aus nur vier Arten, Rhizophora Mangle L., der Combretacee Laguncularia racemosa, Avicennia tomentosa und A. nitida. Der westafrikanischen Mangrove scheint Avicennia tomentosa zu fehlen. Rhizophora Mangle (Fig. 229, 230) nimmt, wie in der östlichen Mangrove Rh. mucronata, den äusseren Rand der Formation ein, während Laguncularia racemosa namentlich am Innenrand auftritt und dort oft reine Bestände bildet. Die Avicennien zeigen ein mittleres Verhalten. Aehnlich wie in der östlichen Mangrove treten auch in der westlichen, auf trockeneren Inselchen einige andere Arten hinzu, welche beim Uebergang in die Binnenlandformationen vorherrschend werden, darunter tropisch-kosmopolitische Arten wie Hibiscus tiliaceus und Chrysodiumaureum, aber auch rein westliche Arten, wie die Combretacee Conocarpus erectus etc. Epiphyten sind in der westlichen, ebenso wie in der östlichen Mangrove spärlich und meist auf einige Bromeliaceen und Flechten beschränkt.

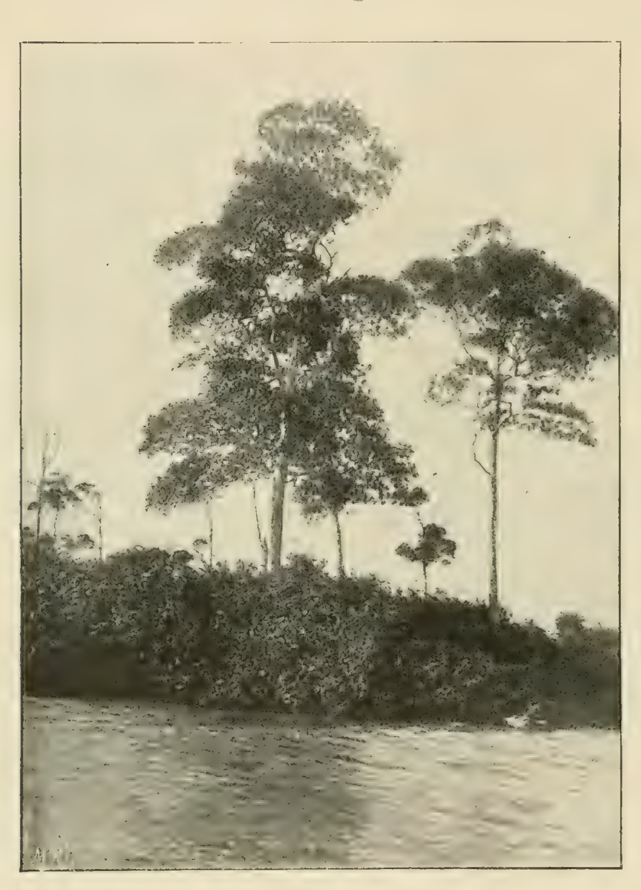


Fig. 229. Mangrove in Florida. Aussenansicht. Rhizophora Mangle. Nach „Garden and Forest“.

§ 5. **Verbreitung der tropischen Strandformationen.** Offene Strandformationen sind in der ganzen Ausdehnung der tropischen Zonen, in regenarmen Gebieten sogar meist allein vorhanden. Die

zusammenhängenden Gehölze oberhalb der Fluthlinie und die im Bereich der Fluth befindlichen Mangroven sind in üppiger Entwickelung und gemischter floristischer Zusammensetzung nur in regenreichen Gebieten vertreten und werden bei Abnahme der Niederschläge niedriger, weniger zusammenhängend und artenärmer. Zudem sind die Strandgehölze ausschliesslich tropisch, bezw. in den temperirten Zonen nur durch einige tropische Flüchtlinge in verkümmerter Form vertreten, während die offenen Formationen mit denjenigen höherer Breiten ökologisch übereinstimmen.



Fig. 230. Mangrove in Florida. Innere Ansicht. Rhizophora Mangle. Aus „Garden and Forest".

Genauer wurde bis jetzt nur die Verbreitung der Mangroven untersucht. Dieselbe zeigt innerhalb der Wendekreise nahe Uebereinstimmung mit derjenigen der Regenwälder. Sie fehlt oder sie ist ärmlich entwickelt an den Küsten, deren Festlandvegetation xerophilen Charakter besitzt, ausser wo, wie an der Mündung des Indus und anderer grösserer Flüsse eine beträchtliche Aussüssung des Meereswassers stattfindet. Diese Abhängigkeit ist trotz der fortwährenden grossen Nässe des Substrates auf Grund des Unterschiedes zwischen physikalischer und physiologischer Trockenheit vollkommen verständlich. Das Meereswasser ist physiologisch

trocken[1]), so dass Gewächse, die ihren Wasserbedarf aus demselben decken, der Gefahr zu großen Transpirationsverlustes ausgesetzt sind und die diesem entgegenwirkenden klimatischen Factoren müssen Entwickelung und Verbreitung der Mangroven günstig beeinflussen. Die Luft ist allerdings auch in den regenarmen Gebieten über dem Meere wahrscheinlich ebenso feucht als in den regenreichen, dagegen ist die Bewölkung, welche die Erwärmung des Laubs durch die Sonnenstrahlen und die dadurch bedingte Transpiration herabsetzt, in den letzteren weit stärker und regelmäßiger als in den ersteren.

Starke und häufig wiederkehrende Bewölkung dürfte die wesentlichste klimatische Bedingung des Vorkommens der Mangrove in den Tropen darstellen.

Jenseits der Tropen sind die Grenzen der Formation im ganzen und diejenigen ihrer einzelnen floristischen Glieder vornehmlich durch die Temperatur bedingt. Die Nord-Ost-Grenze der östlichen Mangrove als geschlossene Formation dürfte, nach Warburg's Beobachtungen, in Süd-Liukiu (Iriomotte 25° N.) liegen; hochwüchsige Mangrove hat der genannte Forscher weiter nördlich nicht mehr gesehen. Sie ist auch dort bereits verarmt und besteht nur noch aus vier Arten (Bruguiera gymnorhiza, Rhizophora mucronata, Sonneratia acida, ? Avicennia officinalis); in vereinzelten Exemplaren zeigt sich, als nördlichster Vertreter der östlichen Mangrovenflora, Rhizophora mucronata noch in Süd-Japan (Kagoshima 32°). In südöstlicher Richtung setzt sich die Mangrove bis zum Wendekreis in unverminderter Ueppigkeit fort, wird aber an der Küste von Neu-Süd-Wales niedriger und formenärmer (Avicennia officinalis, Aegiceras). Gebüsche der Avicennia zeigen sich noch in Neu-Seeland und sogar auf der Chatham-Insel, bei 44° s. B. Die nordwestliche Grenze der gemischten Mangrove liegt an der Mündung des Indus, jenseits derselben zeigt sich nur noch, an einzelnen Punkten bis zum Sinai, Avecennia officinalis). In südwestlicher Richtung setzt sie sich als gemischte Formation bis ca. 30° s. B. in Natal fort.

Die westliche Mangrove reicht in nordöstlicher Richtung bis Bermuda (32° N.), auf dem Continent aber nur bis Süd-Florida (27—28°). Südöstlich habe ich sie noch auf der Insel St. Catharina (27° s. B.) in üppigen gemischten Gebüschen beobachtet. Die nordwestliche Grenze befindet sich, nach Drude's Atlas, in Süd-Kalifornien, die südwestliche bereits bei 4° s. B., da die Trockenheit des Klimas ihrem weiteren Fortschreiten nach Süden ein Ende setzt.

[1]) Vgl. S. 6.

Auswahl der Literatur.

1. Edaphische Wirkungen im Binnenlande.

Brandis, D. Die Familie der Dipterocarpaceen und ihre geographische Verbreitung. Sitzungsber. d. niederrhein. Gesellsch. für Natur- und Heilkunde zu Bonn. 1896.

Junghuhn, Fr. Java, seine Gestalt, Pflanzendecke und innere Bauart. Uebersetzt von Hasskarl. Bd. I. 1852.

Kurz, S. Preliminary report on the forest and other vegetation of Pegu. Calcutta 1875.

Warming, E. Lagoa Santa. Et Bidrag til den biologiske Plantegeografi. Kjöbenhavn 1892.

Wohltmann, F. Die natürlichen Faktoren der tropischen Agrikultur und die Merkmale ihrer Beurtheilung. Leipzig 1892.

Zollinger. H. Ueber Pflanzenphysiognomie im Allgemeinen und diejenige der Insel Java insbesondere. Zürich 1855.

2. Die tropischen Strandformationen.

Börgesen, F. og Ove Paulsen. Om vegetationen paa de dansk-vesdindiske oër. Kjöbenhavn 1898. (Die reich illustrierte Arbeit konnte, da ausschliesslich dänisch geschrieben, keine Verwendung finden.)

Cleghorn. On the sandbinding plants of the Madras beach. Journ. of botany. VIII. 1848.

Engler, A. Die Pflanzenwelt Ost-Afrikas und der Nachbargebiete. Theil A. Berlin 1895.

Goebel, K. Die Luftwurzeln von Sonneratia. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. 1886.

— Pflanzenbiol. Schilderungen. I.

Haberlandt, G. I. Eine botanische Tropenreise 1893.

— II. Ueber die Ernährung der Keimlinge bei viviparen Mangrovenpflanzen. Ann. du jard. de Buitenzorg. 1893.

Johow, Fr. Die Mangrovensümpfe. Kosmos 1884.

Junghuhn, Fr. Java, seine Gestalt, Pflanzendecke und innere Bauart. Uebersetzt von Hasskarl. Bd. I. 1852.

Karsten, G. Ueber die Mangrovenvegetation im malayischen Archipel. Bibliotheca botanica. Heft 22. 1891.

Kurz, P. Preliminary report on the forest and other vegetation of Pegu. Culcutta 1875.

Pechuel-Lösche. Die Loango-Expedition. 3 Abth. Leipzig 1882.

Schenck, H. Ueber die Luftwurzeln von Avicennia tomentosa und Laguncularia racemosa. Flora 1889.

Schimper, A. F. W. I. Ueber Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration. Monatsber. d. kgl. Akademie zu Berlin. Juli 1890.

— II. Die indomalayische Strandflora. Botan. Mitth. a. d. Trop. Heft 3. 1891.

Schweinfurth, G. Pflanzengeographische Skizze des gesammten Nil-Gebietes und der Uferländer des Rothen Meeres. Petermann's Mittheil. 1868.

Warburg, O. Vegetationschilderungen aus Süd-Ost-Asien. Engler's Botan. Jahrbücher. Bd. XVII.

Warming, E. Rhizophora Mangle. Englers's Botan. Jahrb. Bd. IV. 1883.

Zweiter Abschnitt:

Die temperirten Zonen.

I. Allgemeine Charakteristik der temperirten Klimate und ihrer Wirkungen auf Vegetation und Flora.

1. Allgemeine Eigenthümlichkeiten der temperirten Klimate. § 1. Die Wärme. Grosse Unterschiede der Temperatur. Seeklima und Continentalklima. Isothermen des Januar und Juli. Tägliche Oscillationen. — § 2. Das Licht. Zonenartige Gliederung der Beleuchtung. Absorption und Diffusion des Lichtes in verschiedenen Breiten. — § 3 Die Hydrometeore. Periodicität und Menge der Niederschläge. Bedeutung für den Boden. **2. Einige allgemeine Wirkungen der temperirten Klimate auf das Pflanzenleben.** § 1. Wärmewirkungen. Ueberwiegende Bedeutung derselben. Temperaturen unter dem Gefrierpunkt. Gürtel der milden und Gürtel der kalten Winter. Verbreitung der Arten. Mesotherme Pflanzen. Ungleichheit des ökologischen Temperaturoptimum. — § 2. Lichtwirkungen. Lichtmenge und Lichtintensität. Schattenlicht in den temperirten Zonen. Fixe Lichtlage des Laubes. — § 3. Wirkungen der Hydrometeore. Geringere Bedeutung im Vergleich zu den Tropen. **3. Floristischer Charakter der temperirten Zonen.** Uebersicht der mesothermen Formenkreise.

1. Allgemeine Eigenthümlichkeiten der temperirten Klimate.

§ 1. **Die Wärme.** Die zwischen den Wende- und Polarkreisen befindlichen Zonen verdienen nur bezüglich der mittleren Temperaturen die Bezeichnung der temperirten. Auf Grund der Unterschiede zwischen Winter- und Sommertemperaturen müsste man sie vielmehr die excessiven nennen. Namentlich gilt dieses von der nördlichen Zone: „Zwischen dem nördlichen Wendekreis und dem Polarkreis ist fast die ganze Wärmescala vertreten, innerhalb welcher die Lufttemperatur an der Erdoberfläche sich überhaupt bewegt. Im mittleren Ostasien sinkt die mittlere Januartemperatur fast Jahr für Jahr auf 40° C. und noch tiefer

herab, während die Julitemperatur im Pandschab, Mesopotamien, wahrscheinlich auch in Arabien, dann in Nordafrika und in Arizona und Südkalifornien sich bis 35° C. erhebt. Gleichzeitig liegen die absoluten Wärmeextreme dieser Gegenden zwischen — 60 und + 50° und darüber. Auch was Temperaturwechsel anbelangt, die Veränderlichkeit des Wärmezustandes von einem Tage zum anderen, leistet die nördliche temperirte Zone das Höchste, in ihr finden sich die Gebiete der grössten Veränderlichkeit der Temperatur." (Hann.)

Die Nähe der See wirkt im Allgemeinen mässigend auf das Klima. Ein mildes Klima wird dementsprechend oft als Seeklima, ein excessives als Continentalklima bezeichnet. Neben der Eigenschaft der Wassermassen sich langsamer zu erwärmen und zu erkalten als das Festland, spielen bei den Wirkungen der Oceane auf das Klima der Küstengebiete und Inseln die Strömungen eine wichtige Rolle. Der westliche Theil des Britischen Archipels und die Westküste Norwegens verdanken ihre für die Breite auffallend hohen Wintertemperaturen dem Einfluss des Golfstroms und die Ostküste Nordamerikas ist aus ähnlichem Grunde wärmer als die Westküste. Die folgende Tabelle giebt, nach Peschel, die mittleren Temperaturen für eine Reihe mässiger (1—6), halbmässiger (7—8) und extremer (9—12) Klimate.

Mittlere Temperaturen (Celsius).

Ort:	Breite	Seehöhe	Jahr	Januar	Juli	Differenz
1) Hokitika (Neu-Seeland)	42° 42′ S.	3 m	11.6°	15.7°(a)	7.2°	8.5°
2) Falkland-Inseln . . .	51° 41′ –	—	6.1°	9.8°(a)	2.5°	7.3°
3) Hobarton (Tasmanien)	42° 52′ –	10 m	13.1°	17.3°	8.8°	8.5°
4) Dublin	53° 22′ –	48 m	9.5°	4.7°	15.4°	10.7°
5) Sitcha	57° 3′ –	—	5.7°	– 1.0°	12.5° (b)	13.5°
6) Reykjavik	64° 8′ –	—	3.3°	– 2.5°(a)	12.1°	14.6°
7) Dresden . . . . , .	51° 3′ –	128 m	9.2°	– 0.3°	19.2°	19.5°
8) Ofen	47° 30′ –	153 m	10.7°	– 1.4°	22.3°	23.7°
9) Astrachan	46° 21′ –	–20 m	9.4°	– 7.1°	25.5°	32.6°
10) Irkutsk	52° 17′ –	460 m	– 0.1°	–20.5°	18.8°	39.3°
11) Jakutsk	62° 1′ –	160 m	–11.2°	–42.8°	18.8°	61.6°
12) Werchojansk	67° 34′ –	50 m	–16.7°	–49.0°	15.4°	64.4°

(a) Februar (b) August. (Nach O. Peschel).

Die jährlichen Temperaturschwankungen sind in der südlichen temperirten Zone weit geringer als in der nördlichen; nur die täglichen Oscillationen erweisen sich hier stellenweise (im Innern Südafrikas und Australiens) ebenso gross oder gar grösser.

Im Grossen und Ganzen nimmt die Lufttemperatur mit steigender Entfernung von den Wendekreisen ab, jedoch in höchst unregelmässiger Weise, so dass die Isothermen in den temperirten Zonen viel stärkere Krümmungen als in den Tropen aufweisen.

Die Januarisotherme von 0° z. B. hat nördlich von Sitcha, etwa bei 58°, ihren nördlichsten amerikanischen Punkt, sie fällt ostwärts schnell herunter bis Saint-Louis, ihren südlichsten nordamerikanischen Punkt (38 1/2°), verläuft unter schwacher Steigerung über Washington (39°) nach Philadelphia (40°), steigt beträchtlich in dem Atlantischen Ocean, erreicht die Südküste Irlands (ca. 63 1/2° n. Br.), überschreitet an der Westküste Norwegen's den 70.° und erreicht hiermit ihren absolut nördlichsten Punkt, fällt dann senkrecht nach Süden, der Westküste Dänemarks entlang quer durch Centraleuropa (Wilhelmshaven, Bamberg, München), biegt sich dann nach Osten, erreicht südlich von Sofia, ungefähr bei 42°, ihren südlichsten europäischen Punkt, verläuft dann, unter schwächeren Undulationen, in östlicher Richtung, erreicht in Centralchina bei ca. 32° (also ca. 38° südlich vom nördlichsten) ihren südlichsten Punkt, steigt dann allmählich, durchzieht das südliche Korea und erreicht im nördlichen Theile von Nippon, bei etwa 38°, ihren nördlichsten asiatischen Punkt, der demnach nur etwa 6° nördlich vom südlichsten und bedeutend südlicher liegt, als an den Westküsten Amerika's und Europa's.

In der südlichen Hemisphäre haben diesseits vom Polarkreis nur ein Theil von Feuerland und einige unbedeutende Inselgruppen (z. B. Süd-Georgien) eine Julitemperatur von 0° oder darunter.

Die Juliisotherme von 20° ist in der nördlichen Hemisphäre die bewegteste, ohne so scharfe Krümmungen auszuführen, als die Isotherme von 0°. Sie erreicht ihren absolut südlichsten festländischen Punkt in Californien bei 31° n. B. (im Ocean geht sie beträchtlich südlicher), erhebt sich beinahe senkrecht nach Norden bis ungefähr zum 55° im Nordwesten, geht dann westlich unter nochmaligen Undulationen durch Canada (Winnipeg 50°, Quebec), durch Boston (ca. 42 1/3°), durchzieht den Atlantischen Ocean etwas nördlich vom 40.°, läuft längs der Nordküste Spaniens (ca. 44°), längs der Westküste Frankreichs (Bordeaux), krümmt sich östlich über Paris nach Moskau, dann quer durch Sibirien, erhebt sich in Ostsibirien bis Jakutsk (ca. 62°), ihren absolut nördlichsten Punkt (etwa 31° nördlich vom südlichsten), fällt dann an der Küste China's bis südlich vom 40.°, ihrem südlichsten asiatischen Punkte, und erreicht die Südspitze der Insel Jesso.

In der südlichen Hemisphäre erreicht die Januarisotherme von 20° die Westküste Amerika's bei etwa 20° s. B., also noch diesseits des Wendekreises, ihren nördlichsten Punkt, fällt längs der Anden nach dem südlichen Argentinien, verläuft längs der Westküste Afrika's südlich vom Wendekreise bis zum Kap der guten Hoffnung, dann östlich, ohne Natal zu erreichen, nach der Südküste Australiens, welche ihr beinahe ganz angehört, und durchzieht das nördliche Neu-Seeland.

Die täglichen Oscillationen der Lufttemperatur sind meist grösser in den temperirten Zonen als in den Tropen. Sie erreichen ihre höchsten Grade in den Wüstengebieten. So las G. Rohlfs am

25. December 1878 morgens zu Bir Milrha, südlich von Tripolis, — 0,5° an seinem Thermometer ab, am Nachmittag dagegen + 37°,2.[1]) Die täglichen Schwankungen sind in erster Linie auf die Wärmestrahlung — diejenige der Sonne bei Tag, diejenige der Erde bei Nacht — zurückzuführen und sind dementsprechend viel erheblicher bei klarem als bei bewölktem Himmel. Im ersteren Falle, also namentlich in trockenen Gebieten, dürften sie für die Vegetationsvorgänge erhebliche Bedeutung haben; diesbezügliche Beobachtungen sind indessen nicht vorhanden.

§ 2. **Das Licht.** Da die nicht wärmenden Elemente der Sonnenenergie ausschließlich durch Strahlung auf die Vegetation wirken können, so sind die Zonen des Lichtklimas, — die ultravioletten Strahlen mögen, soweit sie auf die Pflanze wirksam sind, zum Lichte gezogen werden, — im Gegensatz zu denjenigen des Wärmeklimas, dem Aequator parallel. Die Gesammtintensität des Lichtes nimmt polwärts gleichmässig ab, aber die Länge der Tage nimmt während des grössten Theiles der Vegetationszeit, — während des Winterschlafes ist die Beleuchtung bedeutungslos — in gleicher Richtung zu.

	Dauer	
Breite	des längsten Tages	des kürzesten Tages
30°	13 St. 56 Min.	10 St. 4 Min.
40°	14 „ 51 „	9 „ 9 „
50°	16 „ 9 „	7 „ 51 „
60°	18 „ 30 „	5 „ 30 „
66½°	24 „ — „	0 „ 0 „

Dank der grösseren Tageslänge wäre die Bestrahlung eines Punktes in der temperirten Zone während eines Sommertages viel stärker als diejenige eines Punktes während eines Tages am Aequator, wenn die Absorption durch die Atmosphäre nicht gleichfalls polwärts stiege. Bei Zenithstand der Sonne lässt die Atmosphäre von den leuchtenden Strahlen 81%, von den Wärmestrahlen 75%, von den chemischen Strahlen 40% durch; bei zunehmender Entfernung vom Zenith wird die Absorption natürlich entsprechend grösser.

Die wachsende Absorption der Sonnenstrahlen mit der Entfernung vom Aequator wird allerdings durch die in gleicher Richtung stattfindende Zunahme des diffusen Lichtes, bis zu einem gewissen Grade aufgehoben, so dass die Summe leuchtender Energie an einem Punkte der temperirten Zone im Sommer grösser bleibt als gleichzeitig am Aequator. Die chemische Strahlung dagegen bleibt in Folge ihrer stärkeren Absorption beträchtlich abgeschwächt. Dem-

[1]) Peschel loc. cit. II. S. 174.

nach erhält bei gleicher Oberfläche eine Pflanze der temperirten Zone während der Vegetationszeit mehr leuchtende, aber weniger chemische Energie als eine solche der Tropen.

§ 3. **Die Hydrometeore.** Die zwischen den Wendekreisen nahezu allgemeine, wenn auch nicht überall gleich ausgeprägte Abwechselung von trockenen und feuchten Jahreszeiten setzt sich jenseits derselben ungefähr bis zum 40.° n. und s. Breite fort. In höheren Breiten überwiegen die Gebiete mit Niederschlägen zu allen Jahreszeiten (z. B. im grössten Theile Europa's, in Westsibirien, im östlichen Nordamerika, Süd-Chile, Japan, Kamtschatka, Neu-Seeland); doch giebt es in denselben Breiten auch ausgedehnte Gebiete mit ausgesprochener Periodicität der Niederschläge (Central- und Ost-Asien, westliches Nordamerika).

Die Menge der Niederschläge kommt in den temperirten Zonen nur an wenigen Stellen derjenigen der regenreichsten tropischen Punkte gleich; mehr als 2 m jährlich haben, von einigermassen ausgedehnten Gebieten, Assam, ein kleiner Theil der Nordwestküste Amerika's Süd-Chile, ein Theil des westlichen Neu-Seelands, im Uebrigen bloss einzelne Punkte namentlich im Himalaya, ferner in den Alpen, in Norwegen, Grossbritannien. Gleiche Regenmengen bedingen jedoch in den temperirten Zonen eine vollkommenere Durchfeuchtung des Bodens als in den Tropen, indem sie im Durchschnitt auf weit grössere Zeiträume vertheilt sind und daher in geringerem Grade abfliessen. Von grosser Bedeutung ist für die kalttemperierten Zonen der winterliche Schnee, dessen Schmelzwasser zum grössten Theile dem Boden zu Gute kommt.

Die Thaubildung ist in den temperirten Zonen im Allgemeinen schwächer als in den Tropen, Nebel sind für die feuchten und kühlen Gebiete namentlich in der Nähe des Meeres charakteristisch.

2. Einige allgemeine Wirkungen der temperirten Klimate auf das Pflanzenleben.

§ 1. **Wärmewirkungen.** Während in den Tropen die Wärme zwar überall Bedingung des Pflanzenlebens ist, aber wegen ihrer Gleichmässigkeit gleichsam verborgen bleibt und die räumlichen wie zeitlichen Unterschiede der Vegetationsdecke neben den Hydrometeoren nicht wesentlich beeinflusst, nehmen in den temperirten Zonen die Wärmeunterschiede, sowohl räumlich als zeitlich eine beträchtliche, polwärts rasch wachsende und schliesslich diejenige der Hydrometeore weit übertreffende Bedeutung in Anspruch.

Von besonderer Bedeutung sind für das Pflanzenleben die etwas

unterhalb des Nullpunkts gelegenen Temperaturen, solche nämlich, die dem Gefrierpunkt der Pflanzensäfte, welcher, je nach deren Concentration, von dem Bruchteil eines Grades bis zu 2—3° C. tiefer liegt als derjenige reinen Wassers, entsprechen. Für viele Pflanzen ist das Gefrieren gleichzeitig Erfrieren; andere werden zwar nicht durch Erfrieren, wohl aber durch die Hemmung der Wasserabsorption in Folge der Erkaltung des Bodens, schon wenig unter dem Nullpunkt beschädigt oder getödtet. Wie erwüstend die ersten Fröste aus beiden Ursachen bei uns wirken, ist zur Genüge bekannt; sie sind aber weniger verheerend als ausnahmsweise auftretende Frosttemperatur in Gebieten niederer Breiten, wo ein leichter Nachtfrost für die Vegetation verhängnisvoller wird als lange und strenge winterliche Kälteperioden in Gebieten, wo tiefe Temperaturen alljährlich wiederkehren. Es giebt unverhältnissmässig mehr Pflanzenarten, die durch eine Lufttemperatur von 0° bis — 3° getödtet oder doch schwer beschädigt werden, als solche, die wohl noch — 3°, aber nicht die tieferen der in der Natur vorkommenden Temperaturen ertragen.

Man darf wohl annehmen, dass in der Nähe der Tropen die Wintertemperaturen, in grösserer Entfernung derselben hingegen die Sommertemperaturen für das Pflanzenleben der temperirten Zonen vorwiegend wichtig sind, so dass z. B. der Unterschied zwischen Süd- und Mitteleuropa vorwiegend auf den ersten, derjenige zwischen Mittel- und Nordeuropa vorwiegend auf den zweiten Factor zurückgeführt werden müsste. Diese Auffassung hat uns dazu geführt, die temperirten Zonen in je zwei Gürtel zu spalten, einen der milden Winter oder warmtemperirten und einen der kalten Winter oder kalttemperirten, ersterer ist durch immergrüne oder regengrüne, letzterer durch winterkahle, sommergrüne Laubhölzer, ersterer durch einen nur partiellen, letzterer durch einen allgemeinen Winterschlaf der Holzgewächse charakterisirt. Die Grenze zwischen beiden Gürteln entspricht ungefähr der Isotherme + 6° des kältesten Monats.

Ein genaueres Zusammenfallen der Grenzen der Vegetationsgürtel mit Isothermen wäre vielleicht erreichbar, wenn auch die Isothermen des wärmsten Monats mit berücksichtigt werden würden, indem man in der nördlichen Hemisphäre die Gebiete nördlich von der 20° Juli-Isotherme, in der südlichen, wo die Erwärmung durch Strahlung stärker ist, die Gebiete südlich von der + 14° Januar-Isotherme von den wintermilden Gürteln ausschliessen würde, um sie den winterkalten anzuschliessen. Grosses Gewicht ist indessen auf solche Versuche nicht zu legen, da ein vollkommenes Zusammenfallen von Wärme- und Vegetationszonen, wenigstens bei der üblichen Art der Bestimmung klimatischer Elemente, ausgeschlossen erscheint.

Die allgemeinen Wirkungen der Temperaturen auf die Vegetation kommen in den temperirten Zonen namentlich in den Erscheinungen

der Periodicität zum Vorschein. Indirekt, durch ihre Beeinflussung der Aufnahme und Abgabe des Wassers kommt die Wärme auch bei der Vertheilung von Gehölz und Grasflur zur Geltung. Beiden Gruppen von Erscheinungen sind besondere Kapitel gewidmet.

Die Temperatur spielt bei der Vertheilung der Florenelemente in den temperirten Zonen eine viel wichtigere Rolle als in den Tropen, wo sie in dieser Hinsicht gegen die Wirkungen der Hydrometeore ganz zurücktritt. Die Areale vieler europäischer, nordasiatischer und nordamerikanischer Pflanzenarten sind, gewiss mit Recht, als Functionen der Temperatur aufgefasst worden.

Die Flora der temperirten Zonen wird in ihrer Gesammtheit als mesotherm bezeichnet, obwohl ihre Sippen, in Bezug auf ihre Temperaturansprüche, grosse Unterschiede zeigen, welche in keiner Weise durch die allerdings gemässigte mittlere Temperatur, noch durch Summirung der Wärmegrade zum Ausdruck kommen. Das ökologische Temperaturoptimum stellt bald eine nahezu ebenso flache Curve dar, wie diejenige tropischer Gewächse, bald weist dieselbe eine steile Steigerung von tiefen zu hohen Graden und einen ebenso steilen Abfall. Sehr ungleich ist ferner nachgewiesenermaassen das absolute Minimum des Pflanzenlebens, während über das wahrscheinlich ebenfalls ungleich hohe Maximum Daten bis jetzt nicht vorliegen.

Während ungleiche Ansprüche an die Hydrometeore meist auf Gruppen niederen Ranges, von den Gattungen abwärts, beschränkt zu sein pflegen, ist das Verhalten gegen die Temperatur häufig für Gruppen höheren Ranges charakteristisch, so dass, abgesehen von den historischen Einflüssen, die Unterschiede der Flora innerhalb einer jeden der beiden temperirten Zonen grösser sind, als innerhalb der tropischen, wo wesentlich nur die Hydrometeore in Betracht kommen. Floristisch sind in erster Linie die Gürtel mit milden Wintern von denjenigen mit kalten, in zweiter Linie die Gebiete mit Seeklima von denjenigen mit Continentalklima ausgezeichnet.

Von allgemeinen Betrachtungen über die Wirkungen der Wärme auf Wachstum, Transpiration u. s. w. in den temperirten Zonen muss abgesehen werden, da die grossen Temperaturunterschiede der letzteren entsprechende Unterschiede der vegetativen Functionen bedingen.

§ 2. **Lichtwirkungen**. Der Unterschied für das Pflanzenleben zwischen Lichtmenge und Lichtintensität kommt beim Vergleich der tropischen und temperirten Zonen in augenfälliger Weise zum Vorschein. Unter einer gleich dichten Laubkrone nimmt die Summe leuchtender Energie polwärts zu, aber die Fähigkeit der Pflanzen unter derselben zu existiren ab. Die Schattenvegetation ist dementsprechend in den Tropen weit stärker entwickelt als in den temperirten Zonen.[1]) Die-

[1]) Vgl. S. 242.

ungleiche Lichtintensität bedingt ausserdem eine ungleiche fixe Lichtlage des Laubes in den temperirten Zonen und in den tropischen. In den letzteren ist die direkte Sonnenstrahlung maassgebend; das Laub stellt sich schief oder parallel zu derselben, während es in den temperirten Zonen, ohne Rücksicht auf die direkte Strahlung, seine Flächen senkrecht zur Richtung des stärksten diffusen Lichtes ausbreitet. Trotz der exponirten Stellung sind die zerstörenden Wirkungen auf das Chlorophyll weit weniger ausgeprägt in den temperirten Zonen als in den Tropen. Das Laub der skandinavischen Vegetation gilt sogar für intensiver und reiner grün als dasjenige Mitteleuropa's, obwohl es während des Sommers beinahe ununterbrochen beleuchtet wird.

Manche, an weniger hohe Intensitäten gebundene Lichtwirkungen werden natürlich bei zunehmender Dauer des Tageslichtes stärker ausgeprägt. So wird, wahrscheinlich mit Recht, die Zunahme der Pigmentbildung in Blüthen und Früchten sowie diejenige der ätherischen Oele in der Nähe des Nordpolarkreises auf die längere Dauer der Beleuchtung zurückgeführt.[1]).

§ 3. **Wirkungen der Hydrometeore.** Die Hydrometeore bestimmen in erster Linie die Vertheilung von Gehölz, Grasflur und Wüste und den vegetativen Charakter ihrer Einzelformationen in den temperirten Zonen; ihre Bedeutung ist jedoch etwas geringer als in den Tropen, indem sie sich von der zur Zeit der Niederschläge herrschenden Temperatur abhängig zeigt, so dass, in beiden temperirten Zonen, Gebiete mit Sommerregen und trockenen Wintern sich vegetativ aufs schärfste von Gebieten mit Winterregen und trockenen Sommern unterscheiden (vgl. Kap. III bis V).

Niederschlagsmengen, die in den Tropen die üppigste Entfaltung der Vegetation bedingen würden, haben in den temperirten Zonen eine so fördernde Wirkung auf das Pflanzenleben nicht. Dieser Unterschied rührt namentlich daher, daß die Winterkälte pflanzenphysiologisch einer ausgesprochenen Trockenheit entspricht und, wie jede solche der Flächenbildung der Pflanzenglieder bestimmte Schranken setzt.

Die periodischen Erscheinungen des Pflanzenlebens, welche in den Tropen ausschließlich durch die Abwechselung der feuchten und trockenen Jahreszeiten geregelt werden, sind auch in den wintermilden Gebieten der temperirten Zonen theilweise von diesen abhängig, obwohl sich dort auch bereits der Wechsel der Temperatur geltend macht. Letzterer überwiegt oder kommt allein zur Geltung in den winterkalten Gebieten, je nachdem diese einen trockenen oder einen feuchten Sommer besitzen.

In ähnlicher Weise tritt für die Abgrenzung der Areale der meso-

---

[1]) Schübeler l. c. S. 83.

thermen Pflanzenarten die Bedeutung der Feuchtigkeit gegen diejenige der Temperatur zurück. Nur in ausgesprochen wintermilden Klimaten dürfte es Pflanzensippen geben, für deren Verbreitung, wie in den Tropen, die Hydrometeore allein maassgebend sind.

3. Floristischer Charakter der temperirten Zonen.

Aehnlich wie für die tropischen Zonen und unter Hinweis auf die S. 245 mitgetheilten Gesichtspunkte, sollen im Folgenden die mesothermen Formenkreise in gedrängter Uebersicht zusammengestellt werden.

Thallophyten.

Die Algen sind in den temperirten Landfloren noch schwächer entwickelt als in den tropischen, außer in Verbindung mit Pilzen in den Flechten, die an Arten und Individuen mit der Abkühlung des Klimas rasch zunehmen und die in den Wäldern namentlich der kalttemperirten Gürtel, sowie auf Felsen und Steinen, mit Moosen zusammen, als Epiphyten und Lithophyten die Hauptrolle spielen. Dass die Pilze in den temperirten Zonen vielmehr grosse Formen aus den Unterklassen der Ascomyceten und Basidiomyceten als in den Tropen aufweisen und daher, trotz anscheinend schwächerer Entwickelung, mehr augenfällig sind, wurde bereits früher (S. 246) erwähnt.

Bryophyten.

Die Moose, namentlich die Laubmoose, bilden in den temperirten Zonen einen weit wesentlicheren Bestandteil der Vegetationsdecke als in den tropischen Tiefländern. Namentlich sind feuchte, kühle Gebiete mit Seeklima, z. B. das westliche Neu-Seeland, die atlantische Küste Europa's, die nordpacifische Küste Amerika's, Feuerland etc. sehr moosreich.

Pteridophyten.

Die Farne sind an ähnliche Existenzbedingungen gebunden wie die Moose, jedoch mehr wärmebedürftig und daher vornehmlich in den feuchten warmtemperirten Gebieten entwickelt. Durch massenhaftes Auftreten der Farne ist Neu-Seeland vor allen anderen Gebieten der Erde ausgezeichnet. Systematisch sind die temperirten Farnfloren weniger reich als die tropischen, insofern sie mehrere in den letzteren



Fig. 231. Temperirter Regenwald in Tasmanien mit Baumfarnen (Dicksonia antarctica.
Nach einer Photographie,

vertretenen Ordnungen nahezu oder ganz entbehren und keine eigene Ordnung aufweisen. Die Cyatheaceen weisen nur wenige temperirte Arten auf, welche vornehmlich den südlichen warmtemperirten Gürtel bewohnen; ihre baumartigen Formen bilden, allerdings in nur wenigen Arten, einen Hauptbestandtheil der Flora Tasmaniens (Fig. 231) und Neu-Seelands, weniger derjenigen Süd-Afrika's. Die Hymenophyllaceen zeigen eine ähnliche Reduction und ähnliche Verbreitung. Noch viel mehr als in den Tropen sind in den temperirten Zonen die Polypodiaceen vorherrschend.



Fig. 232. Zamia integrifolia in Florida. Nach einer Photographie des Herrn H. G. Webber.

Die Rolle der Lycopodiaceen und Equisetaceen ist in den temperirten Zonen stets eine untergeordnete.

Gymnospermen.

Der Reichthum an Gymnospermen und deren grosse Verbreitung als gesellig wachsende Waldbäume kennzeichnet die temperirten Floren beim ersten Blick von den tropischen. Diese wichtige Rolle kommt ausschliesslich den Coniferen[1]) zu, die Cycadaceen (Fig. 232) sind noch

[1]) Vgl. die Verbreitung der Coniferen in Drude's Atlas No. II.

weit artenärmer und seltener als in den Tropen und die kleine Familie der Gnetaceen nur durch einige Ephedra-Arten vertreten. Die ausgedehntesten Coniferenwälder sind diejenigen des kalten Gürtels der nördlichen temperirten Zone; dieselben bestehen beinahe ausschliess-



Fig. 233. Waldlandschaft in Natal mit Aloë. Nach einer Photographie.

lich aus Pinaceen (Pinus, Abies, Picea, Larix, in Nord-Amerika auch Taxodium, Sequoia etc., in Japan auch Cryptomeria etc.), die Taxaceen (Taxus, Ginkgo) sind unwesentlich. Die Coniferen der südlichen temperirten Zone sind ebenfalls vorwiegend Pinaceen, aber nicht aus den

Unterfamilien der Abietoideen und Taxodioideen wie in der nördlichen, sondern vorzugsweise Araucaroideen (Araucaria, Agathis). Die Taxaceen (Podocarpus, Dacrydium etc.) sind hier, namentlich in der östlichen Hemisphäre, wichtigere Waldbestandtheile als im Norden.

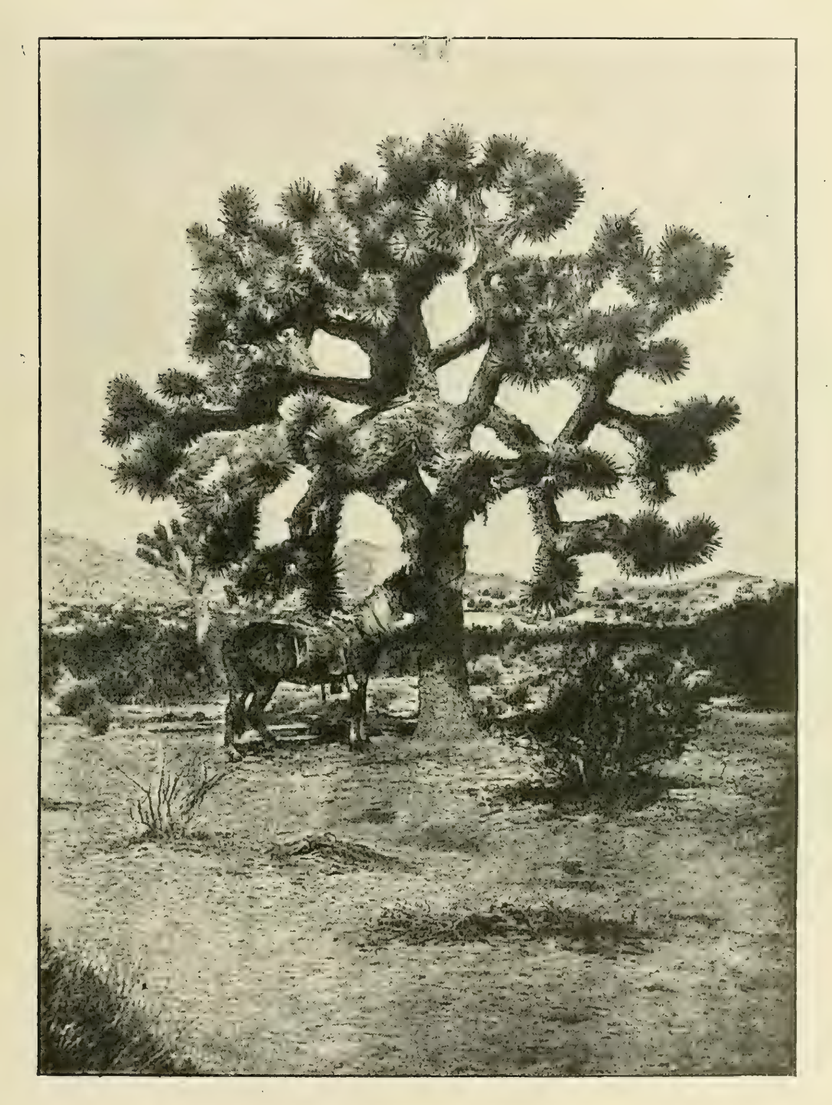


Fig. 234. Yucca arborescens in der Mohave-Wüste, Kalifornien. Nach Coville.

Monocotylen.

Die Monocotylen sind in den warmtemperirten Gürteln ähnlich wie in den Tropen, ausser durch Gräser und andere Kräuter auch durch auffallende und stattliche Formen vertreten, welche nur zum

kleinsten Theile den in den Tropen durch Grösse besonders hervorragenden Formenkreisen der Palmen und Bambuseen, und gar nicht zu den Pandanaceen und Scitamineen, sondern vornehmlich zu den Liliaceen und Amaryllidaceen gehören. So sind die Arten von Aloe namentlich für Süd-Afrika (Fig. 233), diejenigen von Yucca (Fig. 234), Dasylirion, Agave für das warme Nordamerika, diejenigen von Xanthorrhoea für Australien (Fig. 235), die bis 10 m hohe Cordyline australis (Fig. 236), für Neu-Seeland und der riesige Drachenbaum, Dracaena Draco für die Canaren charakteristisch.



Fig. 235. Flussufer bei Sydney mit Xanthorrhoea sp. Nach einer Photographie.

Die mesothermen Palmen sind wenig zahlreich und auf einige warme Striche beschränkt, wo sie, wenigstens im wilden Zustande, selten hervortreten. Ihr bekanntester und verbreitetster Vertreter, Phoenix dactylifera, ist im wilden Zustande nicht bekannt, die häufig als Zierbaum angepflanzte Pritchardia filifera ist auf einige Thäler Süd-Kaliforniens beschränkt. Von hochstämmigen Palmen ist wohl Sabal Palmetto (Florida bis Nord-Carolina) (Fig. 242) die einzige, welche in ihrem Verbreitungsgebiet häufig ist. In Gesellschaft der letzteren zeigen sich zwei oder drei Zwergpalmen (Sabal serrulata Adansonii), die oft ein dichtes Gestrüpp bilden, ähnlich wie Chamaerops humilis an den Küsten des Mittelmeeres.

Baumartige Bambuseen zeigen sich in den temperirten Zonen nur in Japan. Die übrigen mesothermen Monocotyledonen sind beinahe ausnahmslos Kräuter und theilweise ganz wesentliche Bestandtheile der Grasfluren, der Wüsten und des krautigen Bodenflors der Gehölze. Die Bedeutung der Gräser ist allgemein bekannt, Cyperaceen und Juncaceen sind weit verbreitet, Liliaceen, Amaryllidaceen und Iridaceen, weniger die Orchideen sind wichtige Bestandtheile der trockenen Gebiete in den warmtemperirten

Gürteln, die Bromeliaceen haben im wärmeren extratropischen Amerika einige sehr häufige Arten (Tillandsia usneoides, in Chile Puya-Arten).

Dicotylen.

Die Dicotylen der temperirten Zonen haben eine viel geringere Zahl Baumarten aufzuweisen als diejenigen der Tropen und die von ihnen gebildeten Wälder bieten weniger reiche Mischungen; namentlich ist letzteres in den kalttemperirten Gürteln der Fall, wo die Laubwälder meist nahezu reine Bestände bestimmter Amentaceen darstellen, während mit



Fig. 236. Cordyline australis am See Wakatipu, Neuseeland. S. Insel. — Nach einer Photographie.

der Annäherung an die Wendekreise die Zahl der Baumarten grösser und ihre Mischung gleichmässiger wird. Dicotyle Sträucher sind in den warmtemperirten Gürteln sehr formenreich, dagegen treten die Holzlianen stark zurück. Die Betheiligung krautiger Dicotylen an den Grasfluren und an der Schattenflora der Gehölze ist ungefähr die gleiche wie in den Tropen.

Nächst den Coniferen sind Amentaceen, namentlich Arten von Fagus und Quercus, in der südlichen Zone solche von Nothofagus, weniger einige andere Gattungen (Castanea, Carpinus, Betula, Juglans etc.) die wichtigsten Waldbildner der temperirten Zonen. Auf Standorten, wo

edaphische Einflüsse bestimmend hervortreten, zeigen sich Bestände anderer Amentaceen, namentlich solche von Salix- und Alnus-Arten auf nassem Boden, solche von Betula auf Sandboden und Hochmooren etc.

Die Urticineen haben, im Vergleich zu den Tropen, als Bäume untergeordnete Bedeutung (Ulmus, Celtis, Morus); häufiger sind die krautigen Formen (Urtica, Parietaria, Humulus etc.).

Von den beiden Familien der Polygoninen fehlen die Piperaceen fast gänzlich, während die Polygonaceen weit zahlreicher sind als in den Tropen und namentlich in Grasfluren und an offenen Standorten auftreten.

Centrospermen: Die Chenopodiaceen sind als unscheinbare Sträucher und Kräuter, sehr selten als kleine Bäume, auf salzreichem Boden, namentlich solchem der Steppen und Wüsten, aber auch an gedüngten Standorten ungemein häufig und sehr formenreich. Die Caryophyllaceen liefern in beiden Zonen, in der südlichen nur als Alsinoideen, wichtige Bestandtheile der Grasfluren und des krautigen Bodenflors der Gehölze. Die Nyctaginaceen sind in den warmtemperirten Gürteln Amerika's vertreten und die Aizoaceen sind namentlich wichtige Bestandtheile der südafrikanischen Flora.

Unter den Polycarpiern nehmen die rein mesothermen Ranunculaceen in den temperirten Zonen, vornehmlich in der nördlichen, den ersten Rang ein. Die Magnoliaceen sind durch einige Waldbäume in Japan und Nord-Amerika vertreten, nur die verbreitete Drimys Winteri erreicht das australe Amerika. Die Lauraceen überschreiten beide Wendekreise und bilden wichtige Bestandtheile der warmtemperirten Gehölze, dagegen sind sie in den kalttemperirten nur durch ein paar Arten vertreten (Laurus Sassafras in Nord-Amerika).

Die Rhoeadinen sind, mit Ausnahme der Capparidaceen, in überwiegender Mehrzahl mesotherm und namentlich durch Cruciferen in beiden temperirten Zonen reich vertreten. Die Papaveraceen und Fumariaceen sind beinahe ausschliesslich nordtemperirt, die Capparidaceen auf die trockenen Gebiete der warmen Gürtel beschränkt und die wenigen Resedaceen vorwiegend mediterran.

Von den Familien der Cistifloren sind die Cistaceen mesotherm und vorwiegend Bewohner der Mediterranländer, die Violaceen in beiden temperirten Zonen vertreten, die vorwiegend tropischen Ternstroemiaceen erreichen ihre Nordgrenze in China und Japan (Camellia), die Tamaricaceen bewohnen hauptsächlich die Mediterranländer und centralasiatischen Wüsten.

Die für sich allein die Ordnung der Opuntinen bildende amerikanische Familie der Cactaceen ist nicht bloss zwischen den Wendekreisen, sondern auch in den warmtemperirten Gürteln reich

vertreten und für die Wüstenfloren namentlich Nord-Amerika's von hervorragender physiognomischer Bedeutung.

Die temperirten Columniferen gehören vornehmlich zu den Malvaceen, welche in strauchigen und krautigen Formen sowohl austral wie boreal vorkommen. Die einzige grössere Tiliaceen-Gattung ausserhalb der Tropen ist Tilia; ihre Arten sind Waldbäume der nordtemperirten Zone. Die ganz vorwiegend tropischen Sterculiaceen sind durch die Lasiopetaleen im temperirten Australien vertreten.

Die Gruinalen besitzen, obwohl der Mehrzahl nach mesotherm, für die Zusammensetzung der Pflanzendecke nur untergeordnete Bedeutung, mit Ausnahme der Geraniaceen, die in beiden Hemisphären, ganz besonders aber am Kap (Pelargonium) zahlreiche Arten aufweisen. Die übrigen temperirten Gruinalen gehören zu den Linaceen, Oxalidaceen, Balsaminaceen und den auf das Kapland beschränkten Tremandraceen.

Die Terebinthinen sind mit wenigen Ausnahmen wärmebedürftig und daher, in ihren mesothermen Formen, auf die Gürtel der milden Winter beschränkt, wo sie trockene Gebiete in grosser Zahl bewohnen. Die Zygophyllaceen sind vornehmlich Halophyten der Wüstengebiete beider Hemisphären, die Rutaceen sind, namentlich als Sträucher, Hauptbestandtheile xerophiler Gehölze, namentlich in Süd-Afrika und Australien. Die vorwiegend tropischen Anacardiaceen spielen eine ähnliche Rolle wie die Rutaceen, sie sind aber namentlich für die Mediterranflora wichtig (Pistacia, Rhus, letztere Gattung auch nordamerikanisch und ostasiatisch).

Die Aesculinen sind durch baumartige Acer-Arten in den nordtemperirten Wäldern, namentlich denjenigen Nord-Amerika's China's und Japan's vertreten. Die Hippocastanaceen sind ebenfalls vorwiegend nordamerikanisch, Aesculus Hippocastanum ist jedoch von Griechenland bis nach Nordindien verbreitet. Sapindaceen sind nur wenige vorhanden.

Die Frangulinen steuern namentlich zu der Strauchvegetation beider temperirten Zonen zahlreiche Arten bei, z. B. hauptsächlich in Amerika, Ilex-Arten (Aquifoliaceen), ferner verschiedene Celastraceen, wie Evonymus-Arten in der nördlichen Zone, Gymnosporia-Arten in Süd-Afrika, endlich zahlreiche, namentlich zu den Gattungen Rhamnus (Europa, Nord-Asien), Phylica (Kapland), Ceanothus (Kalifornien) gehörende Rhamnaceen. Die vorwiegend tropischen Vitaceen sind meist als Lianen, aber auch in abweichenden Formen in den warmen temperirten Gürteln vertreten. Vitis vinifera ist in den Mittelmeerländern, die meisten anderen Vitis-Arten sind in Nord-Amerika heimisch.

Trikokken: Die Euphorbiaceen haben für die temperirten Floren nicht eine gleich hohe Bedeutung wie für die tropischen; doch haben

einige ihrer Arten, namentlich solche der Gattung Euphorbia, grosse Verbreitung in den verschiedensten Formationen. Buxus sempervirens (Mediterranländer, atlant. Europa) und Empetrum nigrum (nördl. temp. und polare Zone) sind die hauptsächlichen Vertreter der Buxaceen und Empetraceen.

Die Thymelaeinen (Thymelaeaceen, Penaeaceen, Proteaceen) sind ganz vorwiegend mesotherm, aber ihrer Hauptmasse nach an die wärmeren Gürtel gebunden. Ihre Hauptverbreitung haben sie in den trockenen Gebieten des Kaplands und Australiens.

Umbellifloren: Die Umbelliferen sind beinahe ausschliesslich mesotherm und liefern einen Hauptbestandtheil der Flora in der nördlichen und der südlichen temperirten Zone, namentlich in den Grasflurformationen. Von den drei Unterfamilien, in welche Drude die Umbelliferen eingetheilt hat, sind nach ihm die Hydrocotyloideae austral, die Saniculoideae austral und boreal vermischt, die Apioideae in der Hauptmasse ihrer Gattungen boreal. Die Araliaceen sind zum grossen Theile makrotherm, jedoch noch in den wärmeren Gebieten jenseits der Wendekreise reich vertreten. Europa besitzt nur eine Art, Hedera Helix. Die kleine Familie der Cornaceen ist beinahe ausschliesslich nordtemperirt.

Unter den Saxifraginen sind die Crassulaceen vorwiegend Bewohner trockener, warmer Gebiete und im Kapland am stärksten entwickelt. Die wenig homogenen Saxifragaceen sind durch ungleiche Formenkreise in beiden temperirten Zonen vertreten, ebenso die Hamamelidaceen. Einige verwandte Familien (Cunoniaceen, Bruniaceen, Pittosporaceen) sind vornehmlich in der südlichen Zone heimisch.

Rosifloren: Die Rosaceen sind beinahe ausschliesslich mesotherm und ein wichtiger Bestandtheil namentlich der nordtemperirten Flora; die südliche temperirte Zone besitzt nur wenige, allerdings theilweise artenreiche Gattungen (Acaena in Süd-Amerika, Cliffortia am Kap). Die Rosen, die Prunoideen und Pomoideen sind ausschliesslich boreal.

Von den drei Familien der Leguminosen haben die Papilionaceen bei weitem die grösste Bedeutung für die temperirten Zonen; sie sind in denselben überall und in den verschiedensten Formationen reich vertreten. Die Mimosaceen sind auf die warmtemperirten Gürtel beschränkt und für die xerophilen Gehölze namentlich Süd-Afrika's, Australiens (Acacia) und Argentiniens (Mimosa) von hervorragender Bedeutung. Nur wenige Caesalpiniaceen überschreiten die Wendekreise (Cercis, Ceratonia Siliqua, Gleditschia).

Unter den Myrtifloren nehmen die Myrtaceen in den temperirten Zonen wie in den tropischen den ersten Rang ein; sie sind auf die wintermilden Gürtel beschränkt und spielen nur in Australien



Fig. 237. Wiese mit riesigen Umbelliferen, September. Gebiet der Botschaja Reká. Kamtschatka. Nach Kittlitz.

eine hervorragende Rolle (z. B. Eucalyptus). Die Onagraceen sind namentlich westamerikanisch (z. B. Fuchsia) und die Lythraceen, obwohl überall vertreten, nirgends maassgebend. Punica bewohnt das westliche warmtemperirte Asien.

Die Hysterophyten sind für die temperirten Floren noch unwichtiger als für die tropischen. Sie sind auf wenige Aristolochiaceen, Santalaceen und Loranthaceen und ganz vereinzelte Rafflesiaceen und Balanophoraceen beschränkt.

Die Ericaceen besitzen in Calluna vulgaris und verschiedenen Eriken gesellig wachsende Arten, welche die namentlich im nördlichen kalttemperirten Gürtel ausgedehnten, Heiden genannten Gesträuchformationen bilden. Die meisten Arten von Erica sind jedoch kapländisch. Auch Nordamerika ist sehr reich an Ericaceen. Die Epacridaceen sind charakteristische Bestandtheile der südlichen temperirten Zone, namentlich Australiens und fehlen in der nördlichen durchaus.

Von den drei Familien der Primulinen fehlen die Myrsinaceen in den temperirten Zonen vollständig, während die rein mesotherme Familie der Primulaceen zahlreiche Arten aufweist und diejenige der Plumbaginaceen eine Hauptrolle in Steppen und Wüsten mit salzreichem Boden, ausserdem auch auf dem Meeresstrande spielt. Beide Familien sind vorwiegend boreal.

Die Contorten besitzen einen beinahe rein mesothermen Formenkreis in den Gentianaceen, welche, durch Arten von Gentiana vertreten, beide temperirte Zonen bewohnen und einen vorwiegend mesothermen in den Oleaceen, deren Heimath vorwiegend die ostasiatischen und nordamerikanischen Waldgebiete sind. Die in den Tropen formenreichen Familien der Asclepiadaceen und Apocynaceen treten in den temperirten Zonen sehr zurück, die Loganiaceen fehlen beinahe gänzlich.

Die Tubifloren sind in ihren Familien der Boraginaceen (mit Ausschluss der Cordiaceen), der Polemoniaceen und Hydrophyllaceen ganz vorwiegend Bewohner der temperirten Breiten, die beiden letzten vorwiegend in Amerika. Die Convolvulaceen sind weniger zahlreich als in den Tropen.

Die Scrophulariaceen stellen den vorwiegend mesothermen Formenkreis unter den Personaten dar und sind in beiden temperirten Zonen reich vertreten, während die Solanaceen viel weniger zahlreich sind als in den Tropen. Die kleineren Familien der Orobanchaceen, Utriculariaceen, Plantaginaceen kommen wenig, die beinahe rein makrothermen, grossen Formenkreise der Bignoniaceen, Gesneraceen, Acanthaceen noch weniger in Betracht.

Von den beiden Familien der Labiatifloren ist diejenige der Verbenaceen vorwiegend makrotherm und nur für die warmtemperirten Gürtel von einiger Bedeutung, während die Labiaten hauptsächlich

mesotherm sind und in zahlreichen, theilweise sehr häufigen Arten auftreten. Besonders weisen sie in den Mediterranländern eine reiche Entwicklung auf.

Rubiinen: Die in den Tropen mächtig entwickelte Familie der Rubiaceen tritt in den temperirten Zonen ganz zurück und ihre Formen sind ganz vorwiegend krautig. Die viel kleineren Familien der Caprifoliaceen und Valerianaceen sind zwar beinahe rein boreal-mesotherm, aber nirgends wichtige Bestandtheile der Pflanzendecke.

Die Compositen spielen in den temperirten Floren eine mindestens ebenso große Rolle wie in den Tropen; auch hier bevorzugen sie die Grasflurgebiete. Ihre Unterfamilien bewohnen theilweise beide Zonen, theilweise ausschließlich oder hauptsächlich die eine. So sind die Liguliforen und die Cynareen vorwiegend boreal, die Labiatifloren austral, letztere nahezu auf Amerika beschränkt. Die beiden anderen Familien der Aggregaten sind mesotherm und zwar die Dipsacaceen vorwiegend nordtemperirt, die Calyceraceen südamerikanisch.

Literatur.

Die klimatischen Angaben stützen sich vornehmlich auf Hann's Handbuch der Meteorologie, 2. Aufl. 1897, und dessen Atlas der Meteorologie, 1887, auch auf Woeikof, Die Klimate der Erde, Jena 1887. Die Angaben über geographische Verbreitung der mesothermen Formenkreise sind den Natürlichen Pflanzenfamilien von Engler und Prantl entnommen.

II. Die periodischen Erscheinungen in den temperirten Zonen.

Einleitung. — **1. Stoff- und Kraftwechsel der mesothermen Pflanze in verschiedenen Jahreszeiten.** § 1. Die Periodicität beim Kirschbaum. Aeusserlich sichtbare Vorgänge. Entwickelung der Blüthenknospen beim Kirschbaum. Grosse Periode und Temperatur. Ruhezeit und Temperatur. Die Kohlehydrate in den aktiven und n den ruhenden Perioden. Wirkungen der Temperatur auf Lösung und Regeneration der Stärke. — § 2. Stärkebäume und Fettbäume. Ursachen von Entstehen und Verschwinden des Fettes. — § 3. Theorie des Forcirens. Die beiden Zustände des Protoplasma. Der ruhende Zustand durch niedere Temperaturen verlängert. Unterdrückung der Verlängerung. Oekologisches Temperaturoptimum in der activen Periode mit den natürlichen Temperaturen im Einklang. § 4. Periodizität krautiger Gewächse. Das Süsswerden der Kartoffel. — § 5. Kälte und Trockenheit. Aehnliche Wirkungen von Winter und Trockenzeit. **2. Periodische Vegetationsbilder.** § 1. Allgemeines. Winterliche Erscheinungen. Winterblüthler in Japan. Kälte und Blüthenentwickelung. — § 2. Periodische Erscheinungen in den südlichen temperirten Zonen. Chile. Kapland. Südaustralien.

Schon in geringer Entfernung der Wendekreise, ja, stellenweise, z. B. in Süd-China, noch innerhalb derselben, macht der periodische Wechsel der Temperatur seinen Einfluss auf denjenigen der Vegetation geltend. Bei sonst gleich günstigen Verhältnissen der Feuchtigkeit ist eine Verlangsamung in den Erscheinungen des Pflanzenlebens unverkennbar und die Blüthezeiten zeigen einen unzertrennbaren Zusammenhang mit der Abwechselung kalter und warmer Jahreszeiten. Besonders deutlich zeigt sich solche Abhängigkeit bei Pflanzen, die aus höheren in niedrigere Zonen verpflanzt worden sind. So verhalten sich die periodischen Erscheinungen unserer Laubbäume in Madeira, wo die Mitteltemperatur des kältesten Monats (Januar) 15^0, die des wärmsten (August) $22{,}2^0$ beträgt, in Bezug auf ihre periodischen Erscheinungen ähnlich wie in der Heimath und Viola odorata erzeugt in St. Catharina (Süd-Brasilien) ihre Insektenblüthen vom März bis December, im Hochsommer aber meist nur kleistogamische Blüthen (Fr. Müller).

Je niedriger die Wintertemperaturen werden, desto grösser wird natürlich der Unterschied der Vegetation in der kalten und der heissen Jahreszeit, namentlich bei feuchtem Sommerklima. In Gebieten mit trockenem Sommer, z. B. in den Steppen, noch mehr aber in den Wüsten, kommt neben dem Unterschiede der Temperatur derjenige der Feuchtigkeit wesentlich zur Geltung.

Die nachfolgenden Erörterungen beziehen sich hauptsächlich auf den kühlen Gürtel der nördlichen temperirten Zone, da es für den warmen oder subtropischen Gürtel derselben bis jetzt an genaueren physiologischen Untersuchungen fehlt; übrigens handelt es sich gewiss auch dort um die gleichen Erscheinungen wie weiter nördlich, nur in weniger ausgeprägter Form.

1. Stoff- und Kraftwechsel der mesothermen Pflanzen in verschiedenen Jahreszeiten.

§ 1. **Die Periodicität beim Kirschbaum.** Von einer Schilderung der auch ohne genauere Untersuchung wohl sichtbaren periodischen Erscheinungen, wie Belaubung und Entlaubung, Blüthenentfaltung und Fruchtreife soll hier, da es sich um allgemein bekanntes handelt, abgesehen werden. Hingegen hat man erst in neuester Zeit, durch Anwendung des physiologischen Experiments und des Mikroskops begonnen, eine tiefere Einsicht in diese Vorgänge zu gewinnen und damit den Weg zu einer Erklärung derselben anzubahnen. Eine eingehendere Berücksichtigung dieser Untersuchungen an dieser Stelle wird hoffentlich zur Veranstaltung ähnlicher Beobachtungen und Experimente in anderen Klimaten die Anregung geben.

Die periodischen Erscheinungen im kühltemperirten Klima scheinen in der ganzen Pflanzenwelt, abgesehen von den Annuellen und den wenigen immerblühenden Gewächsen, im Ganzen einen ähnlichen Verlauf zu nehmen. Doch zeigen sich in Einzelheiten mannigfache Unterschiede, so dass es sich empfiehlt, zunächst ein bestimmtes Beispiel ins Auge zu fassen. Die Süsskirsche, Prunus avium, erscheint dazu besonders geeignet, indem sie von verschiedenen Autoren, namentlich von Askenasy und A. Fischer, eingehend untersucht, von anderen wenigstens berücksichtigt wurde und ausserdem als Typus für die Mehrzahl unserer Laubbäume gelten kann.

Die active und die ruhende Jahresperiode des Kirschbaums umfassen, bei oberflächlicher Betrachtung, in Süd- und Mitteldeutschland je etwa 6 Monate, indem die erstere ungefähr von Mitte April bis Mitte October, letztere während des Restes des Jahres dauert. Während der Ruheperiode sind die Zweige entlaubt und tragen nur beschuppte

Knospen, welche, wie nachher gezeigt werden soll, beinahe stets in Wachsthum begriffen sind. Allerdings ist letzteres meist ein äusserst langsames und wird erst gegen Ende der Ruheperiode ohne genaue Messung als Schwellung bemerkbar.

Die auffälligsten Zeitpunkte während der activen Periode sind, für die reproductive Sphäre, die Blüthezeit im April oder Mai und die Fruchtreife im Juni oder Juli. Die äusserlich sichtbaren vegetativen Erscheinungen[1]) zerfallen in eine Periode des Wachsthums der Laubknospen (April—Mai), eine solche der Assimilation, während welcher Axen und Wurzeln in die Dicke wachsen[2]) und die Winterknospen ausgebildet werden (Mai—September), endlich in eine Periode der Verlangsamung und des Verfalls, die in dem herbstlichen Laubfalle ihren Abschluss findet.

Unter allen diesen Erscheinungen hat sich die Entwickelung der Knospen, speciell diejenige der Blüthenknospen, als am besten geeignet erwiesen, die periodischen Erscheinungen in ihren einzelnen Momenten kennen zu lernen.

Nach Askenasy, welcher die erste gründliche Untersuchung dieser Verhältnisse ausführte, zerfällt die Entwickelung der Blüthenknospen des Kirschbaums in zwei Perioden, die durch eine Periode der Ruhe oder besser des äusserst schwachen Wachsthums getrennt sind. Die Ruheperiode dauert in Heidelberg etwa von Ende October bis Anfang Februar, also ungefähr $3\frac{1}{2}$ Monate; sie ist demnach bedeutend kürzer als die durch die auffallenderen Erscheinungen des Laubfalls und der Knospenentfaltung begrenzte Periode, die gewöhnlich als Ruheperiode bezeichnet wird.

Die nächstjährigen Knospen werden bereits zur Blüthezeit, die Blüthen im Laufe des Juli angelegt. Die Zunahme der Knospen in der ersten Wachsthumsperiode, d. h. während des Sommers und Frühherbstes bis zum Eintritt in die Ruheperiode, wo sie beinahe null wird, ist eine sehr langsame und gleichmässige.

Zu Beginn der zweiten oder frühjährlichen Wachsthumsperiode ist die Zunahme anfangs noch langsam, sie wird aber allmählich schneller, schliesslich so schnell, dass die Blüthenknospen, gegen das Ende ihrer Entwickelung, in 6—10 Tagen um das Doppelte bis Dreifache ihres Frischgewichtes zunehmen. Das Wachsthum wird bis kurz vor Erreichung des fertigen Zustandes ununterbrochen beschleunigt, unmittelbar vor dem Schlusse jedoch verlangsamt. Die ganze Entwickelung stellt demnach ein ausgezeichnetes Beispiel der Sachs'schen grossen Wachsthumsperiode dar.

---

[1]) Askenasy, l. c.

[2]) Die Wurzeln setzen nach Mohl ihr Dickenwachsthum, wenn auch sehr abgeschwächt, im Winter fort.

Wasser ist an der Zunahme der Knospen natürlich mehr betheiligt als Trockensubstanz. Vom Gesammtgewicht frisch aufgeblüther Knospen kommen $^7/_8$ auf Rechnung des frühjährlichen, $^1/_8$ auf Rechnung der sommerlichen Wachsthumsperiode. Die Trockengewichte hingegen verhalten sich wie $^3/_4$ und $^1/_4$. Einhundert Knospen nehmen während der Frühjahrsperiode um 6 Gr. Trockengewicht zu. Besitzt der Baum 200 000 Blüthenknospen — eine meist zu niedrig gegriffene Schätzung — so ist zu deren Ausbildung 12 Kilogramm Trockensubstanz nothwendig.

Die durch ihre plötzliche scharfe Steigerung ausgezeichnete Wachsthumscurve der Kirschenblüthe ist nur zeitweise und dann auch nur bis zu einem gewissen Grade von der Temperatur abhängig. Ein Einfluss der letzteren ist während der Sommerperiode nicht nachweisbar, aber auch während der Frühjahrsperiode vermögen Schwankungen der Temperatur den Verlauf der Wachsthumscurve nicht zu ändern. In anderen Worten, wenn die Februartemperatur höher ist, als die des März, so wird das Wachsthum im März doch energischer sein als im Februar und mit zunehmender Schnelligkeit vor sich gehen. Vergleicht man jedoch mehrere Jahrgänge mit einander, so kommt der Einfluss der Temperatur sehr deulich zum Vorschein, indem die Curve in einem nassen Frühjahr steiler ist und früher zur Blüthezeit führt, als in einem kalten. Allerdings hat Askenasy mit sehr niedrigen Temperaturen, wie sie im März nicht selten sind, nicht gerechnet; welchen Verlauf die grosse Periode annimmt, wenn im Frühjahr leichtes Frostwetter auftritt — starker Frost tödtet bekanntlich die wachsenden Knospen — bleibt zu untersuchen.

Noch auffallender als in den Erscheinungen der grossen Periode zeigt sich das Ueberwiegen innerer Eigenschaften über die Wirkungen der Temperatur in dem Umstande, dass eine Erhöhung der letzteren im Oktober die Ruheknospen nicht zur Wiederentwicklung veranlasst, während sie es von Ende November an thut und sich um so wirksamer zeigt, als bei Beginn des Versuchs das Ende der normalen Ruhezeit näher war. Die Erscheinung läßt sich nicht auf inzwischen stattgehabtes Wachsthum zurückführen, denn die Gewichtszunahme der Knospen von Anfang Oktober bis Ende November ist kaum merklich und die Stiele der Knospen verbleiben anscheinend auf der gleichen Stufe der Entwickelung.

Zur Illustrirung des eben Gesagten sei nach Askenasy folgende kleine Tabelle über das Treiben von Kirschbaumzweigen mitgetheilt, in welcher allerdings, weil der Versuch erst im December begonnen wurde, frühe Daten fehlen.

Datum des Einstellens im Warmhause	Erste geöffnete Blüthe	Anzahl der verflossenen Tage
14. December	10. Januar	27
10. Januar	28. Januar	18
2. Februar	19. Februar	17
2. März	14. März	12
11. März	21.—22. März	$10^1/_2$
23. März	31. März	8
3. April	8. April	5

Der äusseren, in den Wachsthumserscheinungen zum Vorschein tretenden Periodicität entspricht im Innern eine solche der Stoffwechselvorgänge.[1] Vom Augenblicke an, wo die Laubblätter ausgewachsen sind bis zum herbstlichen Laubfalle, fliesst ein ununterbrochener Strom von Assimilaten aus den grünen Zellen in die Aeste und den Stamm herab. Die stickstofffreien Assimilate, die wir allein berücksichtigen, weil die stickstoffhaltigen zu wenig bekannt sind, wandern in Form der leicht diffundirbaren Glycose; unterwegs wird dieselbe allerdings zeitweise in Stärke (transitorische Stärke) umgewandelt.

Die Bahn dieses Glycosestroms ist überall die gleiche. Sie ist in den Blättern durch die langgestreckten Parenchymzellen der Nerven und des Stiels (Leitscheide) gekennzeichnet und ist in den Axen auf das Parenchym der Rinde beschränkt. Aus der Rinde dringt der Strom in horizontaler Richtung in das Holz hinein, wo die Parenchymzellen sich allmählich mit Stärke füllen, während die Gefässe die von ihnen aufgenommene Glycose als solche bewahren. Eine Abwärtsbewegung der Assimilate im Holze findet nicht statt.

Der Beginn des Laubfalls bezeichnet für den Baum den Zeitpunkt, in welchem er die grösste Menge Assimilate enthält (Herbstmaximum). Von nun an, bis zum Beginn der nächsten Vegetationszeit wird eine fortdauernde, zunächst langsame, schliesslich sehr schnelle Abnahme derselben stattfinden.

Gleich nach Erreichen ihres Herbstmaximum, welches speciell auch dasjenige der Stärke ist (herbstliches Stärkemaximum) zeigen die Assimilate der Axen folgende Vertheilung: Das Parenchym der Rinde, namentlich in den Markstrahlen, ist reich an Stärke und Glycose. Das Cambium entbehrt beider. Das Holz enthält viel Stärke, aber keine Glycose in seinen lebenden Zellen, viel Glycose, aber keine Stärke in den Gefässen. Die Markgrenze ist reich an beiden Stoffen, dagegen befinden sich solche im Mark nur stellenweise.

Kurz nach dem Laubfalle verschwindet die Stärke in der Rinde gänzlich, indem sie theils in Glycose und etwas Fett, theils in noch unbekannte Körper (Zuckerarten) umgewandelt wird. Das Holz ist

[1]) Alf. Fischer l. c.

etwas weniger reich an Glycose als im Sommer, zeigt aber keine merkliche Abnahme des Stärkegehalts.

Die Knospen enthalten zur Zeit des Stärkemaximum keine Glycose, dagegen in den Schuppen und noch mehr im Mark reichlich Stärke. Die embryonalen Organe sind frei von Stärke und Glycose.

Gegen Schluss des Winters, noch bevor äusserlich sichtbare Veränderungen den Beginn der Vegetationszeit anzeigen, beginnt es sich im Innern des Baumes zu regen. Die stärkefreie Rinde füllt sich wieder mit Stärke an und zwar natürlich auf Kosten der Glycose und der im Herbst entstandenen unbekannten Körper (frühjährliches Stärkemaximum). Dieser Zustand ist von kurzer Dauer. Die Stärke wird wieder theilweise in Glycose umgewandelt und diese fliesst den Gefässen zu. In den letzteren setzt sich der Saftstrom jetzt in Bewegung und versieht die wasser- und nährstoffarmen Knospen mit Wasser und Glycose.

Auch in den Knospen haben während des Winterschlafs Bewegungen der Reservestoffe stattgefunden. Die Stärke hat das Mark, wo sie anfangs so reichlich vorhanden gewesen, verlassen und ist nun in den embryonalen Blättern und Blüthen, wo sie bisher fehlte, angehäuft. Sie stellt einen Reservestoff dar und reicht für die ersten Stadien der Knospenentfaltung, nämlich bis zum Schluss der Schwellungsperiode eben aus. Das später stattfindende rasche und ergiebige Wachsthum geschieht, bis zur Erreichung des fertigen Zustandes, auf Kosten der durch die Gefässe aus den Aesten und dem Stamme zugeführten Glycose.

Die Entfaltung der Knospen beansprucht einen beträchtlichen Theil der in den Axen aufgespeicherten Kohlehydrate. Namentlich weist die Stärke, welche unmittelbar vorher so reichlich vorhanden war, eine gewaltige Abnahme, welche allerdings zum Theil auf die Umwandlung in nicht verbrauchte Glycose zurückzuführen ist. Dieses Frühjahrsminimum der Kohlehydrate, speciell der Stärke, ist von kurzer Dauer, indem recht bald neue Mengen von Assimilaten durch die Thätigkeit der jungen Blätter erzeugt und den Reservespeichern zugeführt werden. Damit beginnt die Ansammlung, welche im Herbstmaximum gipfeln wird.

Es sind im Vorhergehenden Vorgänge des Stoffwechsels geschildert worden, die sich zum Theile in der Ruheperiode, während der kühlen und kalten Jahreszeiten abspielen. Es frägt sich in wiefern dieselben von der Temperatur[1]) direkt abhängig oder durch innere erbliche Eigenschaften bedingt sind. Das Experiment zeigt, dass beide Ursachen dabei mitwirken.

Das Schwinden der Stärke in der Rinde am Anfang des Winters ist eine unmittelbare Wirkung niederer Temperaturen, denn es unter-

[1]) Vgl. S. 54.

bleibt in Baumzweigen, die während der betreffenden Zeit höheren Temperaturen, im Zimmer oder im Gewächshaus ausgesetzt sind. Die Regeneration der Stärke ist ebenfalls eine Function der Temperatur, denn sie stellt sich bei hinreichender Höhe derselben (Minimum + 5 ° C., Optimum 25—30 °) schon nach wenigen Stunden ein und zwar sogar in den kleinsten Rindenstücken, soweit dieselben nur unversehrte Zellen besitzen. Abkühlung solcher Aeste, in welchen die Regeneration der Stärke stattgefunden hat, bis auf + 2 ° C. herab, bedingt abermaliges Schwinden der Stärke.

Der Zusammenhang zwischen den eben geschilderten Erscheinungen und der Temperatur ist einleuchtend, doch ist letztere nicht allein maassgebend, denn die Stärke müsste sonst auch im Sommer bei künstlicher Herabsetzung der Temperatur aufgelöst werden. Dieses ist aber nicht der Fall.

§ 2. **Stärkebäume und Fettbäume.** Die Holzgewächse der kühlen temperirten Zonen verhalten sich sämmtlich, soweit bekannt, in den Hauptzügen dem Kirschbaume ähnlich. Im Einzelnen jedoch zeigen sich manche Abweichungen. Abgesehen von allgemein bekannten äusseren Unterschieden der Periodicität, ist auf Grund des winterlichen Zustandes, seit den Untersuchungen Russow's, eine Gruppe der Stärkebäume und eine solche der Fettbäume aufgestellt worden. In der ersten, zu welcher vornehmlich hartholzige Bäume, u. a. auch der Kirschbaum gehören, wird am Beginn des Winters nur sehr wenig Fett auf Kosten der Stärke erzeugt, die sich in der Rinde in Glycose und unbekannte Körper umwandelt, im Holze aber unverändert bleibt. In der Gruppe der Fettbäume, die namentlich weichholzige Arten, wie Nadelhölzer, Birken und Linden umfasst, wird die gesammte Stärke der Rinde und des Holzes in Fett umgewandelt und dieser Zustand dauert bis zum Frühjahr, wo Regeneration der Stärke aus dem Fette stattfindet.

Die Fettbildung aus Stärke und die Stärkebildung aus Fett sind, ebenso wie die eben geschilderten Metamorphosen in der Rinde des Kirschbaums einerseits an innere, nur während der Ruhezeit vorhandene Eigenschaften gebunden, andererseits von der Temperatur abhängig. Fettbildung bleibt in der Wärme aus und etwa vorhandenes Fett wird in Stärke umgewandelt.

§ 3. **Theorie des Forcirens.** Das Plasma der Gewächse temperirter Zonen besitzt zwei Zustände, einen activen und einen ruhenden, deren regelmässige periodische Abwechselung, wie in den Tropen, durch innere erbliche Eigenschaften bedingt ist und die sich unter Anderem durch ungleiches Verhalten der Temperatur

gegenüber unterscheiden. Durch höhere Temperatur werden im activen Plasma Reize ausgelöst, die zu Wachsthumsvorgängen führen, während niedere Wärmegrade einen allgemeinen Stillstand des Wachsthums zur Folge haben. Der ruhende Zustand wird auch nicht durch Optimaltemperaturen zu Wachsthumserscheinungen angeregt, dagegen reagiert er auf Temperaturwechsel durch Stoffmetamorphosen, die zum Theil durch niedere, zum Theil durch höhere Wärmegrade ausgelöst werden.

Der ruhende Zustand des Plasma ist von viel kürzerer Dauer als der active und erstreckt sich keineswegs auf die ganze normale Ruheperiode, welche vielmehr, in ihrem zweiten und grösseren Theil, eine direkte Folge der niederen Temperatur darstellt und dementsprechend durch Temperaturerhöhung um diesen Theil abgekürzt werden kann. Das Treiben oder Forciren der Gewächse beruht auf diesem Umstande. Der erste Theil der Ruheperiode dagegen, der beim Kirschbaum von Mitte October bis Ende November, bei anderen Holzgewächsen aber manchmal kürzer ist (z. B. Forsythia viridissima) oder länger (Fagus silvatica etc.) dauert, ist ausschliesslich durch innere Eigenschaften bedingt und weicht keiner Erhöhung der Temperatur. Es ist vollkommen nutzlos und sogar schädlich, das Treiben vor dem Ende dieser nothwendigen Ruheperiode beginnen zu wollen; die Knospen verharren auch bei günstigster Temperatur im winterlichen Stadium. Der Uebergang aus dem einen Zustande in den anderen ist ein langsamer und das Treiben geht dementsprechend um so schneller vor sich, als die Umwandlung des ruhenden Plasma in actives der Vollendung näher war. Letztere wird durch niedere Temperaturen beschleunigt.

Die durch die Gärtnerei zu rein praktischen Zwecken ausgeführten, aber desswegen nicht minder verwerthbaren Experimente über beschleunigte Entwickelung (Forciren) namentlich der obsttragenden Hölzer erweisen auf's Klarste das Vorhandensein einer von äusseren Einflüssen unabhängigen Ruheperiode. Sie haben aber ausserdem die Optimaltemperaturen für die Entwickelung der Blüthen und Früchte temperirter Bäume festgestellt und damit, allerdings ohne die verdiente Berücksichtigung zu finden, einem Wust falscher Vorstellungen über den Zusammenhang zwischen Temperatur und Periodicität den Garaus gemacht.

Die meisten Obstbäume sind erst nach einigen, den Uebergang zum activen Zustand beschleunigenden, Frösten zum Treiben geeignet, so dass letzteres z. B. für den Pfirsichbaum erst im Januar in Angriff genommen werden kann, während es in Belgien von November an gelingt. Dagegen wird der Weinstock schon durch Temperaturen etwas oberhalb des Nullpunkts in den treibfähigen Zustand versetzt.

Die Temperatur darf zu Anfang des Forcirens keineswegs eine hohe sein, sondern zunächst + 6° bis 8° C. nicht überschreiten. Sie wird allmählich erhöht, jedoch niemals wesentlich über die in der Natur während der entsprechenden Entwickelungsstadien herrschenden Grade. Höhere Temperaturen bedingen abnorme Erscheinungen, wie Ueberverlängerung, mangelhafte Holzbildung, Verkümmerung der Blüthen etc. Namentlich müssen während der Blüthezeit und, bei den Steinfrüchten, während der Ausbildung des Steins die Temperaturen niedrig gehalten werden, da sonst Ablösen der Blüthen, bezw. der jungen Früchte stattfindet. Das Heranwachsen der Früchte beansprucht im Uebrigen höhere Temperaturen als die Entwickelung der Blüthenknospen, doch sind bei den Spätherbstfrüchten (Weintrauben) mässige Temperaturen zuletzt wieder erforderlich.

Die Nachttemperaturen sind um 2—4° niedriger als die Tagestemperaturen zu halten, da Vergeilungserscheinungen sonst eintreten.

Es geht aus den eben erwähnten und aus anderen Erscheinungen hervor, dass die Optimaltemperaturen der Vorgänge des Längenwachsthums oberhalb derjenigen anderer Vorgänge (Blüthenbildung, Holzentwickelung etc.) liegen, so dass höhere Temperaturen die ersteren auf Kosten der letzteren begünstigen. Dem entsprechen die Erfahrungen bei den Culturen temperirter Holzgewächse in wärmeren Zonen vollständig; auch hier wird das Wachsthum stark beschleunigt.[1]) Das Licht wirkt verlangsamend auf das Wachsthum und es ist wohl diesem Umstande zuzuschreiben, dass die getriebenen Pflanzen am Tage und bei Sonnenschein höhere Temperaturen ertragen als in der Nacht oder bei bewölktem Himmel.

Die Gesammtheit der Erfahrungen der Praktiker läuft darauf hinaus, dass die in der Natur während der Vegetationszeit herrschenden Temperaturgrade für unsere Obstbäume ungefähr dem Optimum der Blüthen- und Fruchtbildung sowie der Holzbildung entsprechen, aber unterhalb desjenigen der Wachsthumsvorgänge der Laubsprosse. In Folge dessen beschränkt sich das Forciren im Allgemeinen auf die Aufhebung der durch die niederen Temperaturen bedingten Theile der Ruheperiode und einer möglicht genauen Nachahmung der während der verschiedenen Stufen der normalen Vegetationsperiode herrschenden Temperaturen. Nur bei der Pflaume sind etwas höhere Temperaturen als die im mitteleuropäischen Frühjahr und Sommer herrschenden der Blüthen- und Fruchtentwickelung günstig, so dass, im Gegensatz zu anderen Obstbäumen, die Zeit von der Knospenentfaltung bis zur Fruchtreife erheblich abgekürzt werden kann.

Die schon an früherer Stelle mitgetheilte Tabelle der zum Treiben des

[1]) Vgl. S. 56 u. f.

Pfirsichbaums geeigneten Temperaturen (nach Pynaert) möge, ihrer Wichtigkeit und Uebersichtlichkeit wegen, hier nochmals reproduziert werden.

Periode	Tagestemperatur C.	Nachttemperatur C.
Erste Woche	9—10°	5—7°
Zweite Woche	10—12°	7—9°
Dritte Woche	12—15°	9—11°
Bis zur Blüthe	15—18°	11—14°
Blüthe	8—12°	6—10°
Nach der Blüthe	15—18°	11—14°
Bildung des Steines	12—15°	9—11°
Nach der Bildung der Steine	16—19°	12—15°
Reife	20—22°	15—17°

Pynaert, S. 129.

Was für unsere Obstbäume gilt, gilt gewiss auch von der grossen Mehrzahl unserer Holzgewächse, sowie von der einheimischen Flora. In anderen Worten, die Flora der temperirten Zonen befindet sich während der Vegetationszeit im ökologischen Temperatur-Optimum, so dass sämmtliche Functionen harmonisch nebeneinander verlaufen. Dementsprechend bedingt, wie bereits an früherer Stelle gezeigt wurde, das Versetzen in Klimate mit höheren oder tieferen Temperaturen wenigstens im Anfang unharmonische Störungen. Später findet bei gewissen Arten Akklimatisation durch Anpassung an die neuen Temperaturbedingungen statt,[1]) wenn letztere von denjenigen der Heimath nicht zu sehr abweichen.

§ 4. **Periodicität bei krautigen Gewächsen.** Dass die für die Holzgewächse festgestellten Thatsachen auch für die perennirenden Kräuter gelten, geht aus allen über dieselben bereits gewonnenen Erfahrungen hervor, aus welchen namentlich das Auftreten einer durch innere Ursachen bedingten Ruheperiode und ähnliche Stoffmetamorphosen, wie in Holzpflanzen, sich ergeben.

In sehr wichtigen Arbeiten hat H. Müller-Thurgau die Periodicität der Kartoffel näher beleuchtet. Der bekannte süsse Geschmack gefrorener Kartoffeln ist nicht, wie es gewöhnlich angenommen wird, eine Folge des Frostes, sondern stellt sich bei Temperaturen zwischen 0° und + 6° C. in Folge der Umwandlung eines Theils der Stärke in Zucker (Glycose, Invertose) ein. Müller glaubt die Erscheinung dahin deuten zu dürfen, dass in der Kartoffel fortwährend Stärkelösung und Stärkebildung vor sich gehen und dass der letztere Vorgang an höhere Temperaturen gebunden ist als der erstere, so dass es in der Nähe des Gefrierpunktes zu einer Anhäufung des Zuckers kommt, der bei höherer Temperatur in Stärke umgewandelt worden wäre. Gegen diese Deutung spricht der Umstand, dass die Zuckerbildung wesentlich an

---

[1]) Ueber Akklimatisation S. 56 u. f.

die winterliche Periode gebunden ist; im September und October tritt dieselbe nicht oder doch weit weniger intensiv auf, als später.

Wir haben es vielmehr offenbar mit ganz ähnlichen Erscheinungen zu thun, wie bei den Holzgewächsen. Auch hier wechseln im Plasma, in Folge innerer Ursachen, der winterliche und der sommerliche Zustand periodisch mit einander ab. Während des ersten rufen tiefe Temperaturen zwischen 0^0 und $+6^0$ eine intensive Umwandlung der Stärke in Zucker hervor, während sie in der letzten nur schwach und erstarrend wirken. Aehnlich wie bei den Holzgewächsen wird in hoher Temperatur die Stärke aus ihrem Umwandlungsprodukt, hier Zucker, regenerirt. Die winterliche Zuckerbildung ist für die Weiterentwickelung der Kartoffel nicht nothwendig, wirkt aber auf dieselbe beschleunigend. Dass die Knospen der Kartoffel sich im Herbste nicht weiter entwickeln, muss auf anderen Ursachen beruhen. Sachs hat die anziehende Hypothese aufgestellt, dass es sich dabei und in anderen ähnlichen Fällen um die allmähliche Entstehung von Fermenten handeln dürfte; eine experimentelle Prüfung dieser Vermuthung ist noch nicht versucht worden.[1])

§ 5. **Kälte und Trockenheit.** Kalte Perioden zeigen in ihren Wirkungen auf die Vegetation unverkennbare Aehnlichkeit mit trockenen. Dass die Aehnlichkeit nicht scheinbar, sondern in der Organisation der Pflanze begründet ist, dafür spricht der Umstand, dass beide Factoren die Periodicität oft in ganz ähnlicher Weise beeinflussen und einander ersetzen können. So wird das Forciren beschleunigt, wenn vor Eintritt der Winterkälte das Wasser eine Zeit lang entzogen wird; die winterliche Ruheperiode tritt dann früher ein und kommt früher zum Abschluss.[2]) Andauernde Trockenheit beschleunigt den Laubfall unserer winterkahlen Bäume. Die Knospen der Holzgewächse und Stauden werden während der Trockenzeit ebensowenig durch Befeuchtung zur Entfaltung gebracht, als die Winterknospen durch höhere Temperaturen, solange ein bestimmter, durch innere Ursachen bedingter Zeitpunkt nicht erreicht ist. Die mit Reservestoffen reichlich versehenen Gewächse blühen in den Tropen vornehmlich in der Trockenzeit und unmittelbar nach der letzteren, in den temperirten Zonen vornehmlich im Frühling. Viele Bäume, die normal nach der kalten Jahreszeit blühen, haben, nach einem trockenen Sommer, eine zweite schwächere Blüthe etc. Nähere Untersuchungen über den Stoffwechsel während der durch Trockenheit verursachten Ruheperioden der Vegetation werden zeigen, in wieweit diesen äusseren Analogieen solche in den Metamorphosen und Bewegungen der Reservestoffe entsprechen.

[1]) Vgl. namentlich auch Lidforss, l. c.

[2]) Müller-Thurgau II, S. 901. Pynaert S. 263. Nach letzterem ist allerdings das Resultat nicht ganz sicher.

2. Periodische Vegetationsbilder.

§ 1 **Allgemeines.** Die mit jeder Jahreszeit wechselnde Buntheit der Vegetationsbilder ist zum grossen Theil auf die periodischen Erscheinungen zurückzuführen. Die meist in die Augen fallenden Veränderungen in der vegetativen Region zeigen sich bei den Holzgewächsen mit herbstlichem Laubfalle. Jedoch ist auch das winterliche Gepräge immergrüner Gewächse in manchen Fällen von dem sommerlichen nicht unwesentlich verschieden, indem viele Coniferen eine braungelbe, andere, sowie einige Laubhölzer eine braunrothe Färbung annehmen. Solcher Farbenwechsel tritt erst in Folge des Frostes ein und ist auf die dem direkten Sonenlichte ausgesetzten Blätter beschränkt. Die Vergilbung beruht auf partieller Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffs, die Rothfärbung wird entweder durch ein rothes Pigment in den Chlorophyllkörnern (Thuja, Buxus) oder durch Anthokyan im Zellsafte (Ilex, Hedera, Mahonia etc.) bedingt.[1]) Manche Pinus-Arten erhalten dadurch ein characteristisches winterliches Aussehen, dass ihre Nadelbüschel sich in Folge nicht näher bekannter physiologischer Ursache, den Zweigen andrücken.

Im Gegensatz zur holzigen Vegetation herrschen in den krautigen die immergrünen Arten vor, so dass die Wiesen in milden Wintern ihr frisches grünes Ansehen bewahren und nur durch anhaltende starke Fröste gelbe Farbentöne erhalten. Viele Kräuter entwickeln allerdings während des Winters Anthokyan, doch kommt solche Verfärbung, da sie den Gräsern meist fehlt, weit weniger als bei Holzpflanzen zur Geltung. Viele Stauden sind nur vorübergehend grün; das Absterben der oberirdischen Sprosse pflegt aber schon während des Sommers stattzufinden und ist daher wohl auf innere Ursachen zurückzuführen.

Blüthen fehlen bekanntlich zu keiner Jahreszeit gänzlich, indem bei milder Witterung manche Arten, wie Bellis perennis, Senecio vulgaris, Veronica hederaefolia etc. auch im Winter blühen. Wirkliche Winterblüthler fehlen allerdings in den ausgesprochen kalten Gürteln der temperirten Zonen, denn die eben erwähnten Arten sind Alljahrblüthler und in den wärmeren Jahreszeiten noch viel produktiver. Dagegen haben die wärmeren Gürtel eine Anzahl Gewächse, deren Blüthezeit in die Monate November bis Februar fallen. So berichtet z. B. Rein über die Winterflora Japan's:

„Gegen Ende Oktober ist das sommergrüne Gehölz kahl, wie bei uns, und es gibt nur noch wenige Gewächse, die nicht ihre Winterruhe angetreten haben. Es sind dies vor allem wintergrüne Sträucher und

---

[1]) Schimper l. c. S. 166 u. f.

Bäume . . . deren Florescenz in die ersten Wintermonate fällt. Hierher gehören Olea Aquifolium S. et Z., Aralia japonica Thbg. und einige andere Araliaceen, welche im November blühen, Thea chinensis Sims. und Camellia Sasanqua Thbg., deren Blüthezeit in den November und December fällt und bei denen schliesslich Nachtfröste die letzten Knospen zerstören, einige Arten Daphne, welche im Januar und Februar zur Blüthe kommen, und vor allem auch Camellia japonica, die in dieser Jahreszeit zuweilen den überraschenden Anblick gewährt, Blüthen und Schnee zugleich zu tragen, deren Blüthezeit sich aber bis in den April verlängert."

„Unter den Kräutern finden wir noch weniger Arten, deren Blüthezeit in den Spätherbst fällt oder gar in den eigentlichen Winter hineinragt, wie bei einigen Compositen, insbesondere bei Pyrethrum und Aster."[1])

Auch in den wärmeren Gürteln treten die Winterblüthler zurück. Der Beginn der eigentlichen Blüthenperiode fällt gewöhnlich mit demjenigen der Vegetationszeit im Frühjahr zusammen und das Ende mit deren Ende im Herbste. Anfang und Ende sind in hohem Grade von der Temperatur abhängig und daher nicht nur an verschiedenen Orten im selben Jahre, sondern auch am selben Orte in verschiedenen Jahren ungleichzeitig. Doch erweist sich die innere Periode überall als stärker als die äusseren Einflüsse, so dass das Erwachen der Vegetation sehr häufig bei tieferer Temperatur als ihr Einschlummern stattfindet.

Es ist bereits gezeigt worden,[2]) dass tiefe Temperaturen in den temperirten Zonen gewöhnlich die Entstehung der Reproduktionsorgane begünstigen und dass das Wachsthum der letzteren sich in sehr vielen Fällen innerhalb tieferer Wärmegrenzen vollzieht oder doch ein tiefer gelegenes Optimum besitzt, als dasjenige der Laubsprosse. Die experimentell festgestellten ungleichen Temperaturwirkungen auf die geschlechtliche und die vegetative Sphäre kommen auch in der Natur zum Vorschein, namentlich bei niederen Kryptogamen und Moosen, deren Geschlechtsleben sehr häufig mit dem Winter zusammenfällt, während die vegetative Thätigkeit in den warmen Monaten stattfindet. Bei den Phanerogamen ist der Zusammenhang in Folge einer Anzahl entgegenwirkender Umstände weniger klar. So vermögen viele krautige Pflanzen erst dann zur Blüthenbildung überzugehen, nachdem sie das nöthige Material assimilirt haben; die Bildung der Assimilationsorgane ist aber, wie die Assimilation selbst, an höhere Temperaturen gebunden. Andere Gewächse wiederum sind an bestimmte Bestäuber angepasst und blühen zur Zeit, wo dieselben ihre Thätigkeit entfalten.

[1]) Rein l. c. Bd. I, S. 155—156.

[2]) S. 54 u. f.

Trotz derartiger Einschränkungen, läßt sich der günstige Einfluss tiefer Temperaturen auf die Geschlechtsorgane auch in der Periodicität der Phanerogamen nicht verkennen, wenn nur solche Pflanzen, die die Bildungsstoffe der Blüthen bereits in der vorhergehenden Vegetationszeit erzeugen, in Betracht gezogen werden.

Dass die Mehrzahl der Stauden aus den Familien der Liliaceen, Amaryllidaceen, Iridaceen in den temperirten Zonen Frühblüthler sind, ist zur Genüge bekannt; in den Mittelmeerländern gehören auch die Orchideen und Araceen zu den ersten Frühlingsgewächsen. Aehnlich verhalten sich viele Dicotylen mit nährstoffreichen Rhizomen oder Wurzeln, wie Anemone, Helleborus, Eranthis, Corydalis, Ficaria etc. Einige Knollenpflanzen blühen im Herbste, wie Colchicum autumnale, Spiranthes autumnalis, Crocus sativus, Cyclamen europaeum. Auch die Bäume sind der grossen Mehrzahl nach Frühblüthler und entfalten vielfach ihre Blüthen früher, also bei tieferen Temperaturen als ihr Laub. Die einheimischen Beispiele, zu welchen der Epheu als Nachblüthler sich gesellt, sind hinreichend bekannt. Ich hatte in der soviel reicheren Baumflora Nord-Amerika's dieselbe Erscheinung bemerkt und eine Zusammenstellung der Blüthezeiten der Bäume in Asa Gray's Flora der nördlichen amerikanischen Staaten hat meine Erfahrungen bestätigt. Von 141 Arten, von welchen es in der erwähnten Flora heisst, dass sie baumartig oder strauch- bis baumartig sind — die eigentlichen Sträucher habe ich nicht berücksichtigt — haben 110 den Beginn ihrer Blüthezeit von März bis Mai, 25 in Juni, 6 im Juli; im August findet nur noch der Schluss der Blüthezeit einzelner Julibäume statt. Der Zusammenhang zwischen der Entfaltung der Blüthen und den kühleren Temperaturen erscheint namentlich auffallend, wenn man bedenkt, dass das Frühjahr in den Nordstaaten Amerika's kälter ist, als in Süd- und Mitteldeutschland, so dass der Mai in Boston kaum dem April am Mittelrhein vergleichbar ist.

§ 2. **Periodische Erscheinungen in der südlichen temperirten Zone.** Die mir zugängliche Literatur enthält nur wenige Daten über die periodischen Erscheinungen in der südlichen temperirten Zone. Ein Aufsatz Hann's über das Klima Mittelchile's bringt folgende Angaben: Im Juni (unserem December entsprechend) blühen die Mandelbäume, die wilden Veilchen, Hyacinthen, Ranunkeln, Acacia cavenia. Im Juli und August: Datura arborea, Richardia aethiopica, Heliotropium (peruvianum?). Im August blühen Kirschen, Pfirsiche, Pflaumen, Acacia lophanta, eine Fumaria und eine Anzahl einheimischer Amaryllideen und Anemonen. Birnen und Apfelbäume stehen in der ersten Septemberhälfte in Blüthe; die Feigenbäume, die lombardische Pappel sind voll belaubt zu Ende dieses Monats. Lilac, Gladiolus byzantinus, Nelken und eine Menge anderer Gartenpflanzen entfalten ihre Blüthen. Mitte November gelangen die ersten Erdbeeren zur Reife; die Olivenbäume blühen in diesem Monate. Weizen und Gerste werden im

December geerntet; Erdbeeren, Feigen, Kirschen, Melonen, Aprikosen reifen. Im März und April erntet man Bohnen, Capsicum, Kartoffeln; die Trauben werden reif zur Lese zwischen dem 10. und 20. April.

Temperatur und Regen in Santiago.

	Dec.	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.
Temp. Cels.	18.2	18.9	18.4	16.4	13.1	9.7	7.8	7.3	8.3	10.7	13.0	15.8
Regen (mm)	6.4	0.0	1.3	2.5	13.7	51.6	100.2	105.8	70.4	41.8	17.9	14.9

Reiche berichtet über die Vegetation am Rio Maule (ca. 35° s. Br.): „Der Beginn des Vegetationscyclus kann zweckmäßig mit dem Aufblühen der Oxalis lobata gerechnet werden; es erfolgt im April, nach Beendigung der sommerlichen Dürre, und erreicht im Mai seinen Höhepunkt. In dieser Zeit hat sich unter dem Einfluss der ersten Regen die bisher gelbbraune oder rothbraune, kahle oder mit verdorrten Resten der Vegetation bedeckte Steppe mit einem grünen Anfluge bedeckt; er besteht aus Keimpflanzen von Erodium cicutarium, Lupinus microcarpus, Medicago dentulata sowie Blättern von Scilla, Achyrophorus, Soliva, Briza und anderen Gräsern. Während der Regenzeit selbst behält der Campo seine grüne, wenig von Blüthen unterbrochene Farbe bei; hier und da tritt Stenandrium dulce (rosa) oder vom August ab Anemone decapetala (weiß oder blau) auf. Vom September ab bereichert sich das Bild mit jedem Tage; zunächst fallen die zahlreichen feuerrothen Kronen des Habranthus phycelloides auf, zumal an den Bergabhängen; dann dominirt Triteleia porrifolia und im October und Anfang November, der Hauptblüthezeit des Jahres, ist es unmöglich, einzelne besonders hervorstechende Gewächse namhaft zu machen. Aber schon um dieselbe Zeit geben sich die ersten Anzeichen des Vertrocknens und Absterbens der Vegetation auf besonders exponirten Punkten kund, zumal durch das Verschwinden der Tillaea-Arten und der Poa annua. In derselben Zeit, von Ende September oder Anfang October ab, haben sich die blattwechselnden Bäume (Fagus obliqua, Pappeln, Obstbäume) mit neuen Blättern und eventuell Blüthen geschmückt. Von Ende October an nimmt der Blüthenreichthum stetig ab; Alstroemeria Liglu und Habranthus chilensis, local mit den Compositen Triptilion spinosum und Cephalophora plantaginea, geben ihm nochmals bis in den December hinein dauernden Blüthenschmuck. Schliesslich bleiben Noticastrum Haplopappus, Madia sativa, Wahlenbergia linarioides, Cephalophora aromatica, Boisduvalia concinna mit gelegentlichen Nachzüglern anderer Art die letzten blühenden Kräuter in dem sonst braungelb gewordenen Gebiet. Das Wiederauftreten der Oxalis lobata bezeichnet endlich den Eintritt der neuen Vegetationsperiode. In den mit zahlreichem Strauchwerk bestandenen Schluchten und in den Wäldern spielt sich dieser Wechsel weniger ausgeprägt ab; doch ist er sowohl in der Staudenvegetation als auch in der Lebensthätigkeit der Holzpflanzen (Austreiben, Blüthen, Reife) deutlich nachweisbar.“ (S. 26.)

Ebenso wie im mittleren Chile giebt es auch bei Kapstadt Blüthen zu allen Jahreszeiten, aber vornehmlich im Frühjahr; September ist der blüthen-

reichste Monat, der Herbst ist blüthenarm. Nach Thode ist der Winter (Mai—Juli) durch die Blüthe der Oxaliden, der Frühling (August—October) namentlich durch diejenige der Compositen, Iridaceen, Ficoideen, Proteaceen, der Sommer (November—Januar) durch diejenige der Geraniaceen und Crassulaceen und der Herbst (Februar—April) durch diejenige der Amaryllidaceen gekennzeichnet. Auch das östliche Kapland hat hauptsächlich Frühjahrsblüthen.

Nach Behr blühen die krautigen Gewächse in Südaustralien kurz nach Schluss der Regenzeit, im Frühjahr die Eucalypten, Acacia retinodes, die Loranthen mitten in der Trockenzeit. Der Scrub blüht vornehmlich zu Beginn der Trockenzeit, im September, October und November, aber auch während der ganzen Dauer derselben; dagegen ist die Regenzeit sehr blüthenarm (Astroloma u. a.). Das Grasland entfaltet seinen ganzen Blüthenschmuck auf einmal, zu Anfang des Sommers.[1])

In den im Vorhergehenden aufgezählten Gebieten, die theils Sommerregen, theils Winterregen besitzen, macht sich überall ein nachträglicher günstiger Einfluss der kühlen Temperaturen auf die Blüthenentwickelung geltend. Im Uebrigen lassen sich nach so spärlichen Daten Rückschlüsse auf die wirksamen Factoren nicht ziehen.

Auswahl aus der Literatur.

Askenasy, E. Ueber die jährliche Periode der Knospen. Botanische Zeitung 1877.

Brandis, D. Effect of seasons upon the flowering of plants. Indian Forester 1882 u. Nature 1882.

Drude, O. Deutschlands Pflanzengeographie Bd. I, S. 425. (Da auch Literatur über mitteleuropäische Phänologie.)

Candolle, A. de. Les effets d'une même température sur une même espèce au nord et au midi. Comptes rendus des l'Académie de sciences. 1875. S. 1369.

Fischer, Alf. Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Pringsheim's Jahrbücher Bd. XXII. 1890.

Gray, Asa. Manual of the botany of the northern United-States. 5th edition. New-York 1868.

Hann, J. Beiträge zur Klimatologie von Südamerika. 3. Zeitschrift der österr. Gesellschaft für Meteorologie Bd. V. 1870.

Heer, O. Verhandl. der Schweizerischen naturforsch. Gesellsch. in Glarus 1851. (Auszug in Biblioth. universelle de Genève. Archives des sciences. Bd. XX. 1852. p. 325.)

Hoffmann, H. I. Phänologische Untersuchungen. Giessener Universitätsprogramm. 1887.

— II. Witterung und Wachsthum oder Grundzüge der Pflanzenklimatologie. Giessen 1857.

---

[1]) l. c. S. 552.

Jacob. Untersuchungen über zweites oder wiederholtes Blühen. Diss. Giessen 1889.

Kienitz. Vergleichende Keimversuche mit Waldbaum-Samen Mitteleuropa's. Botan. Unters. v. N. J. C. Müller. Bd. II. 1879.

Lidforss, Bengt. Zur Physiologie und Biologie der wintergrünen Flora. Botanisches Centralblatt Bd. 68. 1896.

Linsser. Die periodischen Erscheinungen des Pflanzenlebens. Mémoires de l'Académie de Saint Pétersbourg. VII. Série. Bd. XI u. XIII.

Ludwig, Fr. Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. Stuttgart 1895.

Margin, L. Observations zur le développement des fleurs dans les bourgeons. Journal de botanique. Bd. II. 1888.

Molisch, H. Untersuchungen über Laubfall. Sitzb. d. k. k. Akad. d. Wiss. z. Wien. Bd. XCIII. 1886.

Müller-Thurgau, Herm. I. Ueber Zuckeranhäufung in Pflanzentheilen in Folge niederer Temperatur. Landwirthschaftliche Jahrbücher. Bd. XI. 1882.

— II. Beitrag zur Erklärung der Ruheperioden der Pflanzen. Ibid. Bd. XIV. 1883.

Pynaert, Ed. Les serres-vergers. Traité complet de la culture forcée et artificielle des arbres fruitiers. 4[e] édition. Gand 1888.

Reiche, K. I. Zur Kenntniss der Lebensthätigkeit einiger chilenischen Holzgewächse. Pringheim's Jahrbücher. Bd. 30. 1896.

— II. Die Vegetationsverhältnisse am Unterlaufe des Rio Maule (Chile). Engler's Jahrbücher. Bd. 21. 1896.

Rein, J. J. Japan nach Reisen und Studien. Bd. 1. Leipzig 1881.

Schimper, A. F. W. Untersuchungen über die Chlorophyllkörner und die ihnen homologen Gebilde. Pringheim's Jahrbücher 1885.

Schübeler, F. C. Die Pflanzenwelt Norwegens. Christiania 1873—1875.

Thode, J. Die vier Jahreszeiten am Cap. Naturwiss. Wochenschrift 1892.

Warming, E. Beobachtungen über Pflanzen mit überwinternden Laubblättern. Vorl. Mittheil. Botan. Centralblatt. Bd. XVI. 1883. p. 350.

Wiesner, J. Untersuchungen über die herbstliche Entlaubung der Holzgewächse. Sitzber. der Wiener Akad. 1871.

III. Gehölzklima und Grasflurklima in den warmtemperirten Gürteln.

§ 1. Allgemeines. — § 2. Die subtropischen Gebiete. Florida. Südbrasilien. Paraguay. — § 3. Warmtemperirte Gebiete ohne Trockenzeit. Klima des temperirten Regenwaldes. Süd-Japan. Neu-Seeland. Süd-Chile. Grasflurklima der Falklands-Inseln. — § 4. Das temperirte Südafrika. Regenprovinzen und Vegetationsprovinzen. Die Südwestküste mit Winterregen. Klima der immergrünen Hartlaubgehölze. Die Süd- und Ostküste mit Frühjahr- und Sommerregen. Klima der Savannen. Das innere östliche Südafrika (Transvaal und Oranje) mit Sommerregen. Klima der Steppen. — § 5. Sommerfeuchte warmtemperirte Gebiete. Uebergangsklima in Nord-Argentinien. Parklandschaften. Klima der Pampas. Klima der westargentinischen Dorngehölze (Espinal). — § 6. Winterfeuchte warmtemperirte Gebiete. Klima der immergrünen Hartlaubgehölze. West- und Süd-Australien. Mittleres Chile. Mittelmeerländer. Kalifornien. — Schluss.

§ 1. **Allgemeines.** Diejenigen Striche der temperirten Zonen, welche an die Wendekreise grenzen und allein die Bezeichnung subtropisch verdienen, zeigen wenig ausgeprägte Eigenthümlichkeiten und schliessen sich bei grosser Feuchtigkeit den tropischen, bei trockenem Klima den eigentlich temperirten Gebieten an. Mit fortschreitender Entfernung von den Wendekreisen tritt in der winterlichen Abkühlung ein neuer Factor hinzu, welcher, wenn auch mehr indirekt als die Hydrometeore und diesen untergeordnet, die Gliederung der Vegetationsdecke in ökologische Gebiete mitbedingt. Ob die Regenzeit in den Sommer oder in den Winter fällt, ist nicht mehr, wie in den Tropen, gleichgültig, sondern bedingt einen wesentlichen Unterschied der ökologischen Bedingungen der Vegetation.

Ausser den wenig charakteristischen subtropischen Gebieten können die warmtemperirten Gebiete in drei Gruppen eingetheilt werden, nämlich die Gebiete ohne Trockenzeit, die sommerfeuchten und die winterfeuchten Gebiete. Die meist wenig ausgedehnten Uebergangsgebiete mit Frühjahrs- und Herbstregen schliessen sich bald mehr den winterfeuchten, bald mehr den sommerfeuchten Gebieten an.

§ 2. **Die subtropischen Gebiete.** Die an die Wendekreise grenzenden temperirten Gebiete, ungefähr bis zum 30. Breitegrade, sind vorwiegend von Wüsten eingenommen. Hochwaldgebiete haben in denselben nur geringe Ausdehnung. Die klimatischen Bedingungen der letzteren lassen sich aus der mir vorliegenden Literatur nicht zu einem befriedigenden Bilde zusammenstellen; eine Regenmenge von 130—150 cm scheint bei entsprechender Luftfeuchtigkeit schon ziemlich reichen Waldwuchs zu ermöglichen. Doch stehen die Gegenden mit wirklichem Hochwald, — abgesehen natürlich von den Galleriewäldern, — in ihren Regenmengen den tropischen nicht nach.

Das von ausgedehnten, jedoch nicht sehr hohen und üppigen Wäldern bedeckte Florida scheint eine Regenmenge von 130—140 cm zu besitzen (Fort Brook 136 cm); die Golfküste östlich vom Mississippi hat 147 cm, während die nur Buschwald und Gesträuch aufweisenden Bahamainseln auch nur etwa 120 cm (Nassau 118 cm) erhalten. Alle diese Gebiete haben vorwiegend Sommerregen; jedoch ist auch der Winter sehr feucht.

Tropische Regenmengen und tropischer Waldwuchs zeigen sich südlich vom Wendekreise, in Süd-Amerika, an der brasilianischen Küste ungefähr bis 30° s. B. (vgl. in Tabelle I: Joinville, Blumenau) und, im Inneren, in Paraguay und längs der Anden, bis etwa zum 25.° s. B. (vgl. in Tabelle I: Asuncion).

Im nördlichen Argentinien bedingt, wie nachher gezeigt werden soll, Sinken der Regenmenge unter 120 cm, bei grosser Häufigkeit der Niederschläge die Herrschaft der Grasflur (Savanne) mit, wo der Boden etwas feuchter ist, zerstreuten Parcellen Savannenwald.

Klima des subtropischen Hochwalds: Südamerika.

Tabelle I.

	Joinville 26° 19' S., 49° 43' W.			Blumenau (1889) 26° 55' s. Br., 49° 9' W.				Asuncion (Paraguay). 25° 16' s. B., 57° 40' W., 98 ü. M.			
	Temperatur		Regenmenge	Temperatur		Regen-		Temperatur			Regenmenge
	6 h.	2 h.	(1890)	Mittel	Amplit.	Menge	Tage (7 Jahre)	mittl.	max.	min.	
Januar	22.1	27.3	362	27.6	4.5	195	10.3	26.7	38.3	19.4	68
Februar	22.1	27.4	227	26.1	4.5	154	12.3	28.3	38.9	16.7	99
März	21.4	26.5	224	25.0	3.7	189	12.7	27.5	35.6	18.6	91
April	18.7	23.8	217	22.1	5.3	235	10.4	23.1	33.8	14.2	175
Mai	15.5	20.7	142	18.6	6.4	191	8.3	20.0	28.0	9.7	168
Juni	14.8	19.5	156	15.2	8.0	15	6.7	15.6	26.1	6.9	201
Juli	14.5	19.3	90	17.6	5.9	57	6.7	21.1	30.0	10.6	98
August	14.4	19.8	121	16.2	7.7	118	7.1	23.3	33.3	13.3	27

Tabelle I (Fortsetzung).

Septbr.	16.1	20.5	189	17.8	7.7	161	9.4	25.6	36.7	15.0	132
Octbr.	17.4	22.6	184	20.7	8.4	137	7.2	28.1	38.8	16.1	307
Novbr.	19.6	24.3	147	22.7	9.8	127	10.0	27.8	39.0	20.0	250
Decbr.	20.6	26.0	186	26.4	7.9	247	8.2	27.2	37.8	17.8	467
			2245			1826	109.3				2083

Die Regenmenge ist in Blumenau sehr schwankend. Sie betrug im Durchschnitt 1868—74 1406 mm, 1875—80 1676 mm, im Jahre 1888 2149 mm, in 1890 1333 mm.

Meteorol. Zeitschr, 1891. S. 272 u. Zeitschr. d. Ges. f. Meteorologie Bd. 12, 1877, S. 333.

§ 3. **Warmtemperirte Gebiete ohne Trockenzeit.** Unter den warmtemperirten Regengebieten stimmen diejenigen, wo Regen zu allen Jahreszeiten — wenn auch meist in ungleicher Menge — fallen, am meisten mit der tropischen überein. Sie sind, bei hinreichender Regenmenge, von Wäldern bedeckt, welche den tropischen Regenwäldern ähneln, aber weniger formenreich und weniger üppig sind und als temperirte Regenwälder bezeichnet werden sollen. Dieselben nehmen, im Gegensatz zu den tropischen nur kleine Areale ein. Sie sind in den Tiefländern beschränkt auf das südliche Japan, Tasmanien, das westliche Neu-Seeland und Süd-Chile. Ihr Vorkommen in Hochländern ist im 4. Abschnitt des näheren geschildert.

Die südlichsten Inseln Japan's, sowie der südöstliche Theil von Nippon, nordwärts bis Tokio, haben sehr milde Wintertemperaturen und reichliche Regen zu allen Jahreszeiten, mit Maximum in den warmen Monaten. Die Luftfeuchtigkeit ist stets sehr beträchtlich.

Klima des temperirten Regenwaldes: südl. Japan.

Tabelle II.

Tokio. 35° 40′ N., 139° 44′ E. 24 ü. M. 1 (1876) bis 4 Jahre (1873—76).

	Temperatur			Rel. Feuchtigkeit (4 J.)	Bewölkung (1 J.)	Regenmenge (1 J.)	
	Mittel (1 J.)	Mittel	Extreme (4 J.)			1873	1876
Januar	4.0	16.9	— 3.8	70	3.5	68	93
Februar	1.6	12.2	— 6.9	68	5.5	115	65
März	3.3	13.2	— 5.3	63	5.7	116	50
April	8.1	20.2	— 3.7	70	5.8	141	80
Mai	12.2	22.4	0.6	71	6.0	122	63
Juni	17.0	27.0	5.4	75	6.5	152	46
Juli	18.5	28.8	12.0	82	7.5	276	256
August	24.3	32.0	16.5	83	5.4	150	71
September	26.7	33.3	18.5	80	5.3	65	210
October	22.6	29.9	13.8	84	7.7	359	486

Tabelle II (Fortsetzung).

November	14.0	24.1	4.3	78	5.2	158	202
December	9.1	20.0	— 1.5	72	3.2	38	67
Jahr . .		33.9	— 7.2			1760	1690

(Zeitschr. der österr. Gesellsch. für Meteorologie. 1878, S. 26—27.) 1874: 1697 1875: 1742

Tabelle III.

Niigata (Japan). 37° 55′ N., 139° 10′ E., 6.5 m ü. M. 10 Jahre.

	Temperatur			Niederschlag	
	Mittel	Mittlere	Extreme	Menge	Tage
December . .	5.2	12.9	— 0.6	178	10.2
Januar . . .	2.2	9.0	— 2.6	110	11.4
Februar . . .	2.9	10.2	— 3.2	77	8.6
März . . .	5.8	16.4	— 1.1	105	8.9
April . . .	10.7	22.9	3.1	99	6.8
Mai	16.1	27.4	8.0	106	5.7
Juni	21.0	29.4	12.5	126	5.8
Juli	26.0	34.0	19.0	204	7.1
August . . .	27.2	34.8	21.0	103	6.2
September . .	22.9	31.4	14.6	167	8.2
October . . .	15.5	24.6	7.4	197	8.9
November . .	9.8	19.3	2.9	216	10.3
Jahr		35.0	— 4.3	1688 mm	98.8

(Zeitschr. der österr. Gesellsch. für Meteorologie 1883, S. 71.)

Tabelle IV.

Ancud (West-Chile).

41° 59′ S. B., 74° W., 15 m ü. M. 3 Jahre, Temp. 1 J.

	Temperatur	Regen-		Heitere Tage
		Menge	Tage	
December .	12.8	149.7	12.3	12.3
Januar. . .	13.4	155.0	11.7	14.0
Februar . .	13.9	147.3	7.3	14.0
März . . .	9.9	216.0	18.0	8.0
April . . .	10.2	303.5	20.0	3.5
Mai . . .	9.7	466.5	22.0	2.0
Juni . . .	7.0	619.5	24.0	2.5
Juli . . .	8.1	366.0	19.0	4.5
August . .	7.9	474.0	21.0	3.7
September .	8.0	196.7	11.7	12.0
October . .	10.4	107.3	9.0	9.7
November .	12.6	196.9	17.7	7.7
	3397.5			

(Zeitschr. d. österr. Gesellsch. f. Meteor. 1872, S. 11.)

Temperatur und Regen im westl. Neu-Seeland.

Tabelle V.

	Taranaki (Nordinsel)		Hokitika (Südinsel)	
	Temper.	Regen	Temper.	Regen
December	17.1	125.0	14.8	309.1
Januar	18.7	81.8	15.0	226.1
Februar	18.6	101.8	15.5	250.7
März	16.9	65.5	13.6	171.5
April	15.2	89.4	12.0	218.7
Mai	12.6	196.1	9.6	161.8
Juni	11.0	150.2	7.8	209.3
Juli	10.4	160.0	7.3	244.8
August	10.0	131.5	7.5	231.9
September	11.8	133.4	9.6	149.3
October	13.2	151.6	10.8	340.4
November	15.0	123.4	12.3	322.3
Jahr:		1509.7		2835.9

Ein immerfeuchtes warmtemperirtes Gebiet mit unzureichendem Regen für Waldwuchs zeigt sich nur in den Falkland-Inseln. Dieselben besitzen, da die Regen ausserordentlich häufig sind, ein vortreffliches Grasflurklima und sind in der That zum grössten Theile von Grasfluren bedeckt.

Warmtemperirtes Grasflurklima.

Falkland-Inseln.

Tabelle VI.

	Falkland-Inseln. Stanley-Hafen 51° 41′ s. Br., 57° 51′ w. L. 1875—1877.							Neu-Seeland Ostseite d. Südinsel. Christchurch.	
	Temperatur			Rel. Feucht.	Bewölk.	Regen-			
	Mittl. Tägl.	Extr.	Mittel	(9 a)	(9 a)	Menge	Tage	Regen	Temperatur
Januar	11.7	4.7	8.2	76	7.4	50	21.0	41.2	15.9
Februar	13.4	6.2	9.8	72	7.2	69	21.3	58.7	16.6
März	12.8	5.6	9.2	76	7.2	55	19.3	60.2	16.6
April	12.4	6.0	9.2	81	6.6	43	18.3	44.5	14.4
Mai	9.5	3.6	6.6	84	6.4	51	22.3	46.0	12.6
Juni	7.0	2.2	4.6	90	6.9	43	19.3	57.9	8.9
Juli	5.3	1.2	3.3	91	7.6	37	20.6	81.0	6.3
August	4.8	0.2	2.5	91	7.2	47	20.3	62.2	6.2
September	5.6	0.6	3.1	88	6.7	30	22.0	58.9	6.6

Tabelle VI (Fortsetzung).

October .	7.3	1.5	4.4	81	6.2	29	15.7	29.5	9.8
November .	8.0	2.0	5.0	82	7.7	34	21.3	54.4	11.7
December .	10.3	3.9	7.1	76	7.9	29	15.3	54.1	14.0
Jahr:						517	236.1	648.6	Mittl. Jahresminimum: — 3.8

Zeitschr. d. Gesellsch. für Meteorologie. Bd. 16. 1881. Seite 299. — Hann in Zeitschr. d. Gesellsch. f. Meteor. 1871.

§ 4. **Das temperirte Südafrika.** Länder, in welchen das Regenklima schon in geringen Entfernungen wechselt, sind natürlich für die Erkenntniss des Zusammenhangs zwischen dem letzteren und dem Vegetationscharakter instructiver als solche von grösserer Ausdehnung, wo noch andere klimatische Bedingungen wechseln. Eine hervorragende Bedeutung kommt in dieser Hinsicht dem extratropischen Süd-Afrika zu, dessen Regenverhältnisse dank den Untersuchungen Dove's sehr genau bekannt sind und dessen Flora ihren ursprünglichen Charakter im Wesentlichen beibehalten hat. Es zeigt sich, dass die von Dove unterschiedenen Regenprovinzen gleichzeitig ökologische Vegetationsprovinzen sind.

Südlich vom Küstenstreifen der Karroowüste, ungefähr von 32° s. B. an, nehmen die bisher (vgl. Wüsten) sehr geringen Niederschläge rasch zu. Die Südwestküste der Kapkolonie erhält 60—75 cm Regen, vornehmlich als Winterregen, der Sommer ist trocken. Die relative Luftfeuchtigkeit ist eine hohe. Die Vegetation besteht aus niederen xerophilen immergrünen Gehölzen mit kleinen, lederartigen Laubflächen. Solche Pflanzen sollen als Sklerophyllen[1]) oder Hartlaubpflanzen bezeichnet werden und sind, wenn auch anderwärts als zerstreute Bestandtheile der Vegetation nicht fehlend, für regenarme warmtemperirte Gebiete mit nassen Wintern und trockenen Sommern charakteristisch. Nur da bilden sie die Grundmasse der Vegetation.

Klima der warmtemperirten Hartlaubgehölze: Südwest-Afrika.

Tabelle VII.

Wellington. 33° 8′ S., 19° 0′ E., 120 m ü. M.

	Temperatur ($4^1/_2$ J.) Mittel	Schwank.	Rel. Feuchtigkeit ($6^1/_3$ J.)	Regenmenge (8 J.)	Bewölkung (3 J.)
Januar . . .	22.9	12.1	61	11.9	2.6
Februar . . .	22.7	11.4	65	19.3	2.7

[1]) S. 11.

Tabelle VII (Fortsetzung).

März . . .	21.3	12.4	67	24.4	3.0
April	18.1	11.9	75	46.0	3.7
Mai	13.9	9.2	81	105.7	5.3
Juni	11.9	9.4	82	88.1	4.9
Juli	11.5	9.2	84	93.0	4.6
August . . .	11.8	9.8	83	76.5	4.4
September . .	14.1	10.7	77	77.2	4.2
October . . .	16.8	11.4	72	59.4	4.0
November . .	10.4	11.8	66	21.3	3.1
December . .	20.9	12.4	63	30.7	2.9
				653.5	

Nach Dove.

Tabelle VIII.

	Kapstadt			Clanwilliam			Worcester		
	Temperatur Mittel	Temperatur Schwank.	Regenmenge	Temperatur Mittel	Temperatur Schwank.	Regenmenge	Temperatur Mittel	Temperatur Schwank.	Regenmenge
Januar . . .	20.8	13.1	16.8	23.6	19.8	8.9	22.2	16.3	5.1
Februar . . .	20.8	12.8	15.7	23.7	20.1	5.6	21.9	15.1	19.8
März	19.3	13.0	24.1	21.6	19.6	7.9	20.8	14.7	10.7
April	17.3	9.7	46.7	17.9	18.2	12.7	17.7	14.9	23.4
Mai	14.6	7.8	98.8	14.5	13.7	42.2	13.4	13.1	48.0
Juni	13.1	8.3	112.5	11.4	15.2	36.1	11.8	12.2	53.3
Juli	12.6	9.8	88.6	10.8	15.4	41.9	10.8	11.9	54.4
August . . .	13.2	9.5	83.6	11.9	15.5	23.9	12.8	11.8	32.0
September . .	14.2	10.1	55.1	15.1	18.8	16.5	14.3	12.7	30.7
October . . .	16.1	11.7	41.1	18.4	19.1	19.3	16.7	13.2	38.4
November . .	18.0	11.9	28.5	20.4	18.7	10.2	18.7	14.4	14.7
December . .	19.8	12.3	20.0	22.3	19.1	6.4	20.1	15.4	7.1
			631.5			231.6			337.6
	Relative Feuchtigkeit: Jahr: 74 (67—81).			Relative Feuchtigkeit: Jahr: 73 (61—84).			Relative Feuchtigkeit: Jahr: 68 (59—78).		

Dove, S. 30 f.

Tabelle IX.

Südküste: Mosselbai. 34° 11′ S., 22° 9′ E., 30 m ü. M.

	Temperatur (9½ J.) Mittel	Temperatur (9½ J.) Schwank.	Rel. Feuchtigkeit (5¾ J.)	Regenmenge (9 J.)	Bewölkung (5 J.)
Januar . . .	21.2	7.8	76	16.5	4.2
Februar . . .	20.9	6.9	78	52.8	4.9

Tabelle IX (Fortsetzung).

März	19.3	6.9	83	48.5	5.6
April	17.5	7.0	83	27.2	4.1
Mai	15.8	7.5	82	38.1	4.6
Juni	14.4	8.3	79	22.9	3.4
Juli	13.3	7.7	82	42.4	3.6
August . . .	13.7	7.8	82	40.4	3.7
September . .	14.9	7.8	80	40.1	4.8
October . . .	16.5	7.4	78	38.9	4.3
November . .	17.7	7.5	78	20.8	4.6
Dezember . .	20.1	7.5	73	18.5	4.1

Nach Dove.

Oestlich von dem regenarmen westlichen Gebiete nähert sich das Gebirge an die Küste derart, dass nur ein schmaler flacher Strich dasselbe vom Meere trennt. Auf kurzer Strecke, in der Knysnagegend, beträgt die jährliche Regenmenge 100—110 cm. Hier ist die Küste von immergrünem Hochwald bedeckt. Doch ist derselbe auf die feuchten Thäler beschränkt, während die trockeneren Hügelrücken nur von Gesträuch bedeckt sind. Es ist hier also die untere Regengrenze des Hochwaldes wohl kaum erreicht und dessen Existenz durch Grundwasser mitbedingt.

Oestlich vom Knysnawald sinkt die jährliche Regenmenge wiederum auf die Höhe, die sie an der Westküste besitzt, mit 50—70 cm. Der Regen ist aber nicht mehr Winterregen, sondern vornehmlich Frühjahrs- und Herbstregen, und fehlt zu keiner Jahreszeit. Mit der Vegetation vollzieht sich ebenfalls eine Wandlung. Die Hartlaubgehölze schwinden, und werden von Grassavannen mit kleinen Akazien ersetzt. Wald ist auf die Flussufer beschränkt.

Warmtemperirtes Grasflurklima.

Oestliche kapländische Küstensavanne.

Tabelle X.

	Port-Elisabeth.				East-London.			
	Temperatur		Regen-	Relat.	Temperatur		Regen-	Relat.
	Mittel	Schwank.	Menge	Feucht.	Mittel	Schwank.	Menge	Feucht.
Januar	21.1	7.8	20.8	74	21.4	7.1	66.5	79
Februar	20.9	7.6	35.8	77	21.3	6.7	45.5	84
März	19.7	7.3	54.6	81	20.4	7.1	92.5	82
April	17.7	7.7	47.2	78	19.0	8.8	64.8	80
Mai	16.2	8.0	60.5	77	17.6	9.3	66.8	79
Juni	14.7	9.1	47.5	72	15.6	10.3	37.1	74
Juli	13.6	8.8	53.3	74	14.8	11.4	36.8	72
August	14.3	8.3	52.3	77	15.6	10.1	54.4	74

Tabelle X (Fortsetzung).

September .	15.2	6.7	53.8	78	17.2	8.0	53.3	79
October . .	16.5	7.8	59.2	76	18.0	7.4	69.1	81
November .	18.4	8.1	52.3	74	19.4	7.6	81.0	83
December .	20.1	8.2	38.9	74	20.9	8.1	23.9	78
Jahr:			576.2	76			691.7	79

Tabelle XI.

King-Williamstown. 32° 51′ S., 27° 22′ E. 400 m ü. M.

	Temperatur Mittlere	Temperatur Schwankungen	Relative Feucht. ($6^3/_4$ J.)	Regenmenge (16 J.)	Bewölkung (5 J.)
Januar . . .	21.2	13.7	75	58.8	4.9
Februar . . .	21.2	13.2	75	90.2	4.9
März	19.1	12.4	83	86.1	6.2
April	16.6	13.9	79	49.8	3.6
Mai	14.0	14.6	76	43.2	3.0
Juni	11.6	15.6	73	13.7	2.1
Juli	11.3	16.4	73	37.3	2.2
August . . .	12.4	15.3	74	28.7	2.7
September . .	14.7	14.9	75	34.0	4.6
October . . .	16.6	13.9	75	63.0	4.9
November . .	18.1	13.2	72	62.7	5.0
December . .	20.3	14.7	70	69.3	4.8
			75	638.8	

East-London gehört bereits zur Ostküste der Kapcolonie. Indem wir uns in nordöstlicher Richtung weiter bewegen, gelangen wir nach Natal und hiermit in ein Gebiet von Sommerregen, welche jedoch schon im Frühjahr reichlich sind. Der Winter ist sehr regenarm.

Die Regenmenge steigt an der Küste von Natal bis über 100 cm (Durban 1036 mm); sie beträgt dagegen im Binnenland, schon in geringer Entfernung des Meeres, nur etwa 60—75 cm, wie an der Süd-Küste des Kaplands.

Möglicherweise war früher, wie es Thode vermuthet, der regenreichere Küstenstrich von Wald bedeckt. Derselbe dürfte dann den Charakter eines wenig üppigen Regenwalds getragen haben. Das regenärmere Innere hingegen ist echte Savanne mit Akazien und einigen anderen Bäumen, ausser auf den an dieser Stelle nicht zu berücksichtigenden Gebirgen, wo reichere Niederschläge stellenweise Waldwuchs hervorrufen.

Warmtemperirtes Grasflurklima.

Tabelle XII.

Pietermaritzburg (Natal).

	Temperatur Mittel	Temperatur Schwank.	Relative Feuchtigkeit	Regen
Januar	22.0	7.8	74	106.7
Februar	22.1	7.5	76	113.7
März	20.9	8.8	75	87.1
April	18.3	8.9	73	37.3
Mai	14.9	11.7	69	22.6
Juni	12.8	13.2	66	6.6
Juli	13.2	13.5	63	5.3
August	15.7	12.3	63	6.6
September	18.2	10.4	67	36.6
October	18.9	8.7	74	83.8
November	20.8	8.3	75	112.3
December	21.3	7.8	76	124.7
Jahr			71	743.1

Während die westliche Hälfte des Innern Süd-Afrika's Wüstencharakter aufweist, ist die östliche Hälfte (Orange-Freistaat und Transvaal) von Grasfluren und zwar, entsprechend der baumschädlichen trockenen Winterkälte, nicht von Savannen, sondern von Steppen bedeckt[1]). Hier ist der Winter sehr regenarm und November bis März erhalten den grössten Theil der Niederschläge, wie folgende procentige Zahlen (nach Hann) zeigen.

	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dez.
Oberer Oranje. 360 m ü. M. Jahres-Regen: 53 cm	16.7	*18.1	16.9	6.3	4.8	2.7	2.5	*2.1	4.2	5.5	10.1	10.1
Transvaal. 850 m ü. M. Jahres-Regen: 64 cm	*26.3	17.3	12.6	4.4	3.0	2.0	*0.8	1.5	1.4	4.9	12.1	13.7

Sehen wir von den später zu besprechenden Wüsten und von den für Südafrika nicht hinreichend bekannten und unbedeutenden Regenwäldern ab, so gelangen wir zu folgenden für die warmtemperirten Gürtel allgemein gültigen Sätzen:

1) Die westliche Küste des temperirten Süd-Afrika hat

[1]) Vgl. S. 188.

einen nassen Winter und einen trockenen Sommer; die Vegetation besteht aus xerophilen immergrünen Hartlaubgehölzen.

2) Die südliche und östliche Küste und das östliche Innere haben einen relativ trockenen Winter und feuchte warme Jahreszeiten (Frühjahr bis Herbst); die Vegetation besteht aus Grasfluren (Savannen bezw. Steppen).

§ 5. **Sommerfeucht warmtemperirte Gebiete.** Das östliche Südamerika südlich vom 30° S. B., also namentlich Rio Grande do Sul, Uruguay und Argentinien, ist klimatisch von den meisten der im Vorhergehenden besprochenen warm temperirten Gebiete durch das Vorherrschen der Sommerregen ausgezeichnet; es ist hierin Natal vergleichbar. Im Küstengebiet und im unteren Theile des La Platabeckens ist eine ausgesprochen trockene Jahreszeit nicht vorhanden, dagegen zeigt sich eine solche, während des Winters, im grössten Theile des Inneren.

Im nördlichen Argentinien, sowohl am Fusse der Anden, wie in den mehr östlichen Provinzen Entrerios und Corrientes, besitzen weite Landschaften eine zwischen 100 und 120 cm schwankende Regenmenge. Da kämpfen Hochwald, Savannenwald, Savanne und Steppe um die Herrschaft; locale Einflüsse sind maassgebend und führen zu reich gegliederten Parklandschaften.

Klima der östlichen argentinischen Parklandschaft.

Tabelle XIII.

Corrientes ca. 27° 30′ S. (9 Jahre.)

	Temperatur		Rel. Feuchtigk.		Bewölkung		Regen-		Kalmen
	7 a.	2 p.	7 a.	2 p.	7 a.	2 p.	Menge	Tage	in —
Januar	24.8	28.9	78	61	3.6	6.0	183	5.8	0
Februar	24.1	28.6	76	60	3.7	5.5	110	3.5	0
März	23.4	27.9	80	65	3.8	5.6	108	4.9	1
April	19.5	23.4	80	68	4.4	5.0	118	4.7	1
Mai	16.2	19.9	81	72	4.3	4.8	95	3.9	1
Juni	13.8	17.5	82	74	4.4	5.0	48	2.4	1
Juli	13.8	18.2	83	73	5.0	4.9	43	1.9	1
August	15.5	20.2	79	65	3.5	4.0	20	1.0	0
September . . .	17.0	21.7	78	64	4.4	4.7	73	4.6	0
October	19.5	24.1	77	63	4.1	4.9	111	4.2	0
November . . .	22.3	26.2	76	63	4.1	4.8	113	5.6	1
December . . .	24.3	28.4	76	63	3.6	5.1	151	5.0	1
							1173	47.5	

Zeitschr. f. Meteorologie 1894, S. 356.

Tabelle XIV.

Tucuman. 26° 50′ s. B., 430 m ü. M.		Salta. 24° 51′ s. B., 1500 m ü. M.	
	Regen		Regen
Januar	267.0	Winter	0.0
Februar	217.0	Frühjahr	199.3
März	209.0	Sommer	763.4
April	39.0	Herbst	179.6
Mai	27.0		
Juni	0.0		
Juli	9.0		
August	0.0		
September	0.0		
October	37.0		
November	56.0		
December	197.0		
Jahr	1060.0	Jahr	1142.3

Weiter südlich sinkt die jährliche Regenmenge — mit Ausnahme vereinzelter Stellen — unter 100 cm. Die östliche Hälfte Argentiniens besitzt meist 70—100 cm Regen; im Westen werden die Niederschläge geringer; sie fallen auf 20 und weniger cm und die Gegend nimmt Wüstencharakter an (Lorentz's Westliche Monte).

Der östliche, der atlantischen Küste näher liegende Theil Uruguays und Argentiniens besitzt Niederschläge in einer Höhe von meist 70—100 cm und ist von reiner Steppe (Pampa) bedeckt. Westlich von der Pampa dehnt sich bis zur Cordillere ein weites Gebiet von Dorngehölzen mit in westlicher Richtung abnehmenden Niederschlägen, Lorentz's Monteformation, Hieronymus's Espinalformation. Dieses Gehölzgebiet gliedert sich in einen relativ niederschlagsreichen, Lorentz's östliche Monte, mit etwa 40—70 cm und einen niederschlagsarmen Theil, der zum grossen Theil als Wüste zu bezeichnen ist. Die Menge der Niederschläge schwankt zwischen weniger als 20 cm am Fusse der Anden (Pilciao 13 cm, San Juan 7 cm) und etwa 40 cm, an der Grenze der östlichen Monte.

Viele Forscher haben sich darüber gewundert, dass das östliche feuchtere Gebiet nur Gras, das westliche trockenere dagegen Gehölze erzeugt. Denselben war der Unterschied zwischen Grasflurklima und Gehölzklima unbekannt, unbekannt auch, wie die Grasflur in einem ihr zusagenden Klima den Raum gegen das Gehölz zu behaupten vermag. Nur da wird sie im Pampagebiet verdrängt, wo das Grundwasser sehr reichlich ist, so am Rande der Wasserläufe. In der That ist das

Pampasklima, wie die Tabellen zeigen, ein vollkommenes Grasflurklima, mit seinen nicht übermässigen, aber reich vertheilten Regen und seiner feuchten, mildwarmen Vegetationszeit. Ausserdem stellen die heftigen Winde der Pampa, bei mässiger Luftfeuchtigkeit einen dem Gehölz feindlichen, der Grasflur hingegen unschädlichen klimatischen Factor dar.

Dem Vordringen der Grasflur nach Osten setzt sich die abnehmende Regenmenge und wie aus der bedeutenden Zahl der Stunden Sonnenschein hervorgeht, ihre weniger reiche Vertheilung entgegen; letztere geht auch aus den Angaben der Reisenden hervor, die das Klima als ein im Gegensatz zu demjenigen der Pampa trockenes bezeichnen. Dass das Klima in der Espinalformation der Grasflur direkt ungünstig ist, geht aus den Beobachtungen Lorentz's hervor, nach welchen Gräsern nur selten in grösserer Menge freie Räume ausfüllen, ja manchmal aus dem einer Tenne an Kahlheit vergleichbaren Boden nur im Schatten der Bäume hervorspriessen.

Dass Gehölze unter solchen Umständen gedeihen, ist eine Folge der Genügsamkeit der xerophilen Dorngehölze. Es kommt ihnen ausserdem der Umstand zu Gute, dass im Gegensatz zur Pampa, die Kalmen über die Winde vorherrschen.

Das nördliche Patagonien schliesst sich klimatisch dem westlichen Argentinien an und besitzt eine ähnliche, vornehmlich von Gesträuch gebildete Vegetation, die in dem wüstenartigen Inneren sehr spärlich wird.

Warmtemperirtes Grasflurklima.

Pampas.

Tabelle XV.

San Jorge (Central-Uruguay). 32° 43′ S. 122 m ü. M. 1881—1884.

	Mittlere Temper.		Tägl.	Relat. Feucht.		Wind-	Sonnensch.	Regen-	
	Max.	Min.	Ampl.	$9^1/_2$ a.	$3^1/_2$ p.	stärke	Stunden	Menge	Tage
December . .	34.2	5.6	15.5	60	46	2.2	308	88	8.2
Januar . . .	37.3	7.8	15.8	64	50	1.5	336	91	7.2
Februar . .	35.6	8.2	16.2	63	45	1.5	319	26	3.0
März . . .	35.3	6.1	14.3	74	57	1.7	267	96	7.5
April . . .	29.4	2.1	12.6	78	68	1.6	224	131	8.2
Mai	23.8	—1.3	11.1	82	70	1.2	188	83	7.0
Juni	21.8	—2.8	10.2	90	77	1.7	142	125	11.0
Juli	23.4	—3.1	10.2	88	73	2.1	171	82	9.7
August . . .	26.9	0.3	10.8	83	73	2.1	200	87	8.8
September .	29.2	0.7	11.2	79	66	2.5	204	126	9.2
October . .	29.3	2.3	12.6	76	67	2.1	252	71	9.0
November . .	31.9	4.7	13.4	69	57	1.9	294	101	6.8
Jahr:								1107	95.0

Der Februar 1884 hatte eine mittlere tägliche Amplitüde von 17.8°, war aber auch sehr trocken (mittlere Feuchtigkeit bloss 33 %), mit 1,3 mittlerer Bewölkung und 338 Stunden Sonnenschein. Häufiger Wechsel zwischen extremen Feuchtigkeitsgraden gehört zur Charakteristik von San Jorge. Der Regen fällt meist in einzelnen heftigen Güssen. Die Zahl der Regenstunden ist in Central-Uruguay sehr klein.

(Meteorolog. Zeitschrift 1886, S. 324.)

Tabelle XVI.

Matanzas. 34° 49′ S., 58° 37′ W. (12 Jahre.)

	Temperatur 7 a.	Temperatur 2 p.	Temperatur Mittl. Extr.	Rel. Feuchtigkeit 7 a.	Rel. Feuchtigkeit 2 p.	Regenmenge	Kalmen in %
Januar	23.4	30.9	38.4—16.1	68	60	92	5
Februar	21.3	30.0	36.5—14.1	69	60	58	7
März	19.6	27.5	34.0—12.3	70	60	97	9
April	13.6	21.4	27.4— 5.7	67	59	83	2
Mai	10.1	18.0	23.4— 3.1	64	61	73	0
Juni	8.5	15.1	20.6— 1.6	62	61	73	0
Juli	8.3	15.0	21.2— 1.7	61	64	55	0
August	9.8	17.3	25.1— 2.6	66	66	64	0
September	11.3	18.6	26.9— 4.5	67	67	83	0
October	15.4	22.2	28.9— 8.3	70	68	71	0
November	19.6	26.4	33.5—11.7	69	65	69	0
December	22.1	29.3	36.6—13.8	70	65	110	0
Jahr:						928	

(Meteor. Zeitschr. 1894, S. 356.)

Tabelle XVII.

	S. Antonio de Areco (2 Jahre). 34° 12′ S., 59° 30′ W., 43 m ü. M. Temperatur	Regen	Salado. 35° 44′ S., 59° 5′ W., 15 m ü. M. Temperatur	Regen	Dolores. 36° 19′ S., 58° 20′ W., 10 m ü. M. Temperatur	Regen	Andere Pampasortschaften. Jährl. Regenmenge
Januar	22.6	114	21.7	110	21.2	121	Azacucho. 37° 7′ S. 635.6 mm.
Februar	23.8	32	22.0	39	21.6	122	
März	21.5	91	19.3	40	19.1	45	
April	16.0	31	14.2	41	15.2	37	
Mai	12.4	58	11.1	60	12.2	36	
Juni	10.0	72	8.8	76	7.5	73	Bahia blanca. 450 mm.
Juli	9.5	36	8.3	47	8.9	41	
August	11.5	26	10.6	47	10.6	60	
September	12.7	58	12.2	56	12.1	45	

Tabelle XVII (Fortsetzung).

Oktober	16.1	81	15.7	58	15.2	88
November	20.4	58	19.2	105	18.9	73
December	23.8	139	22.2	94	21.4	64
Jahr		796		773		805

Zeitschr. der Gesellsch. für Meteorologie 1884, S. 382 u. 592.

Warmtemperirtes Dornholzklima.

Tabelle XVIII.

Oestliche argentinische Espinalgehölze.

	Cordoba. 31° 25' S., 64° 12' W., 437 m ü. M.				La Rioja. 29° 20' S., 67° 15' W., 540 m. ü. M.	
	Mittlere Temperatur	Relat. Feuchtigk.	Regenmenge	Sonnenschein (Std.)	Mittlere Temperatur	Regenmenge
Januar	23.0	65	115	306	25.7	33
Februar	22.4	63	89	244	24.9	41
März	20.3	72	96	227	24.9	57
April	15.9	69	33	190	20.9	144
Mai	12.9	67	16	229	17.1	24
Juni	9.9	67	5	153	13.1	15
Juli	10.0	60	2	191	9.8	2
August	12.7	55	9	229	9.7	7
September	15.0	55	25	187	12.8	17
October	17.6	61	56	252	15.3	24
November	20.2	64	113	300	19.0	49
December	22.3	64	107	277	23.5	44
Jahr			666 mm			457 mm

Tabelle XIX.

Westliche argentinische Espinalgehölze: Catamarca.

	Temperatur		Rel. Feucht.		Bewölkung	Regenmenge	Heiter	Trüb	Wind-Geschwind.	Kalmen
	7 a.	2 p.	7 a.	2 p.						
Januar	25.4	32.5	57	38	4.0	67	4	2	2.0	14
Februar	23.3	30.7	61	39	3.7	27	4	2	1.9	16
März	21.7	29.5	66	44	3.4	29	8	3	1.9	20
April	15.1	23.4	71	51	2.8	21	10	7	1.5	29
Mai	10.9	21.2	74	46	3.1	11	20	1	1.2	37
Juni	6.7	14.1	81	59	5.0	6	14	15	1.0	35

Tabelle XIX (Fortsetzung).

Juli . . .	7.5	17.4	68	38	3.1	0	18	2	1.5	33
August . .	10.9	21.8	62	39	2.7	4	27	1	1.6	35
September .	15.6	24.9	55	32	3.3	2	23	4	1.8	20
October .	18.6	27.6	56	35	3.5	24	14	4	2.3	8
November .	21.8	30.2	55	34	3.8	47	19	1	2.8	14
December .	24.9	31.1	54	37	3.9	32	8	1	2.8	18
Jahr. . .						270				

Zeitschr. für Meteorologie 1884, S. 357.

Das extratropische östliche und südöstliche Australien hat Regen zu allen Jahreszeiten, jedoch mit einem relativ trockenen Winter (namentlich August); die Maxima sind an der Küste im Spätsommer, im Inland im Frühjahr und Herbst. Die Regenmenge ist, ausser an Gebirgshängen, für Regenwald zu gering. Das Fehlen trockener Perioden in den Frühjahrsmonaten und deren günstige Temperaturverhältnisse geben dem Klima das Gepräge eines guten Grasflurklimas und die Milde des Winters ermöglicht, trotz seiner relativen Trockenheit, den Baumwuchs. Dementsprechend ist der Vegetationstypus derjenige der Savanne und geht an der Küste, entsprechend der Zunahme der Niederschläge, in Savannenwald, im Innern hingegen, mit der Abnahme der Niederschläge, in Steppe über, welche ihrerseits, mit zunehmender Trockenheit, durch Wüste ersetzt wird.

Tabelle XX.

Warmtemperirtes Grasflurklima.

Extratropisches Südost- und Ostaustralien.

	Höhe	Temperaturmittel				Regenmenge
		Januar	April	Juli	October	Jahr
Neusüdwales. Küste:						
Lismore 28° 50′ S. . .	15	25.4	20.9	14.1	21.9	157
Sydney 33° 51′ S. . . .	45	21.4	27.6	10.9	16.9	128
Neusüdwales. Innere:						
Narrabi 30° 20′ S. . .	230	28.6	19.8	9.8	20.8	70
Dubbo 32° 18′ S. . . .	260	25.0	17.2	8.2	16.8	59
Deniliquin 35° 32′ S. . .	95	24.0	16.3	7.8	15.7	44
Victoria. Küste:						
Gabo Island 27° 35′ S. .	15	18.1	16.0	10.4	13.4	96
Portland 38° 21′ S. . .	10	17.2	14.6	10.0	14.3	82
Victoria. Innere:						
Sandhurst 36° 47′ S. . .	230	22.3	15.2	7.7	14.2	57
Echuca 36° 5′ S. . . .	100	23.8	15.7	8.7	15.0	47

Tabelle XX (Fortsetzung).

Regenverhältnisse: Neusüdwales							Victoria	
Ort	Küste		Bergland	Inland			Inland	Küste
S. Br.	30.3	35.1	34.5	31.3	31.6	34.4	36.9	38.5
E. L.	152.5	150.6	149.5	148.3	144.2	144.6	145.1	145.0
Januar . . .	10.3	7.9	8.4	9.4	9.9	7.3	5.9*	5.6
Februar. . .	12.8*	10.6	9.5*	11.3*	10.0	6.3	6.4	5.4*
März . . .	12.4	10.2	8.1	10.5	12.7	9.0	7.3	6.1
April . . .	9.6	11.7*	7.2	8.2	10.3	9.1	8.7	8.1
Mai	7.8	9.9	8.1	9.0	9.2	10.4*	9.3	10.7
Juni	7.5	10.2	9.6	8.1	8.5	10.5*	9.6*	10.9*
Juli	6.9	7.7	7.4	5.9*	5.6*	7.2	7.9*	9.9
August . . .	5.4*	5.1*	7.0*	6.6	5.6*	8.5	8.6	9.8
September . .	5.8	6.7	8.8	7.6	7.8	8.9	9.5	9.9
October . .	6.0	7.2*	9.0*	7.5	8.9*	9.3*	10.9*	9.3
November . . .	6.8	7.0	9.1	7.9	7.4	8.0	8.5	7.8
December . . .	8.7	5.8	7.8	8.0	5.1*	5.5	7.4	6.5
Jahr . . cm	127	111	90	61	35	42	58	85

Hann, Handb. III, S. 399.

§ 6. **Winterfeuchte warmtemperirte Gebiete.** Mehrere Klimagebiete der nördlichen und südlichen warmtemperirten Gürtel besitzen ein ähnliches Klima wie Südwestafrika und diesem Klima entspricht stets ein ganz ähnliches ökologisches Gepräge der Vegetation. Das immergrüne Hartlaubgehölz ist für sie charakteristisch.

Zu den erwähnten Gebieten gehört das südwestliche und südliche Australien.

Klima der warmtemperirten Hartlaubgehölze.

Südwestliches Australien.

Tabelle XXI.

Perth. 14.3 m ü. M. Jahr 1880.

	Temperatur S. Mittel tägliches Max.	Temperatur S. Mittel tägliches Min.	Relative Feuchtigkeit	Regen- Menge	Regen- Tage	Bewölkung
Januar	36.1	18.9	64	7	5	3.9
Februar	32.8	17.2	67	18	4	6.3
März	26.7	15.0	73	29	6	4.7
April	25.0	12.2	68	84	12	5.5
Mai	21.1	9.4	82	85	13	4.2
Juni	18.3	6.7	80	182	16	3.4

Tabelle XXI (Fortsetzung).

Juli	18.3	6.7	74	95	10	3.2
August	18.0	8.3	75	150	17	6.1
September	22.2	9.4	66	65	14	4.2
October	22.2	8.9	71	26	9	4.0
November	26.7	12.8	64	54	7	3.4
December	30.0	13.9	69	2	3	2.3
Jahr:			71	806	116	

Nach 5jähriger Beobachtung ist zu Perth die mittlere jährliche Regenmenge 822.

10 Stationen in 1879: Fremantle 655, Albany 770, Vaste 604, Bunbury 785, Geraldton 472, Guilford 891, Newcastle 312, Northam 211, York 317, Sinjarrah 754. Zeitschr. d. österr. meteorol. Gesellschaft 1883, S. 285.

Grosse klimatische und pflanzenökologische Analogie zeigt sich zwischen den eben geschilderten Gebieten und dem mittleren Chile. Der Karroowüste entspricht die Wüste Atakama, Südlich von der letzteren werden die Niederschläge reichlicher und nehmen mit der Entfernung vom Wendekreise fortdauernd zu. Santiago hat 33 cm, das etwas südlicher gelegene Talka 53 cm. Diese Regen fallen vorwiegend im Winter, der Sommer ist regenlos.

Klima der warmtemperirten Hartlaubgehölze.

Mittleres Chile.

Tabelle XXII.

Santiago de Chile.

	Temperatur Mittleres		Rel. Feuchtigkeit		Regen-		Heitere Tage
	Max.	Min.	Mittel	Mittleres Min.	Menge	Tage	
December .	29.7	8.8	67	34	5	0.9	21.2
Januar . .	30.4	10.4	69	39	1	1.0	23.3
Februar . .	29.4	9.1	72	41	3	0.9	21.0
März . . .	28.6	6.8	75	38	5	1.1	20.4
April . . .	25.3	3.3	80	42	24	3.2	15.1
Mai . . .	21.8	1.1	83	41	47	5.7	11.3
Juni . . .	18.3	0.6	87	45	67	6.1	8.5
Juli . . .	18.4	0.8	87	49	81	8.6	9.3
August . .	20.3	0.7	85	50	37	6.1	10.6
September .	22.5	2.0	84	40	38	6.3	11.6
October . .	24.8	4.2	79	42	14	3.7	12.2
November .	28.3	6.7	73	38	6	1.3	17.7
					327	44.9	182.2

und noch 73.1 halbheitere Tage.

In der nördlichen Hemisphäre befindet sich das ausgedehnteste der Winterregengebiete, dasjenige der Mittelmeerländer. Im nördlichen Theile sind allerdings vorwiegend Spätherbst und Frühjahr feucht, doch ist das, bei der schon niedrigeren Temperatur, ökologisch ohne Bedeutung.

Die Regenmenge ist sehr ungleich. Sie beträgt meist zwischen 60 und 90 cm, erhebt sich jedoch stellenweise etwas über 100 cm, während sie im östlichen Theil des afrikanischen Küstengebiets so tief sind, dass die Wüste sich bis an das Meer erstreckt.

Die Vegetation besteht wiederum aus Hartlaubgehölzen.

Klima der warmtemperirten Hartlaubgehölze.

Mittelmeergebiet.

Tabelle XXIII.

Nikosia, im Innern von Cypern.

	Temper.	Mittleres		Relative	Be-	Regen-	
	Mittel	Max.	Min.	Feuchtigk.	wölkung	Menge	Tage
Januar . .	10.0	23.0	0.2	84	4.6	101	11.8
Februar . .	9.8	21.5	—0.1	84	5.1	94	11.8
März . . .	12.8	24.7	2.4	81	4.0	31	7.4
April . . .	16.7	29.2	3.8	78	3.7	29	4.5
Mai . . .	20.9	32.4	7.9	74	2.5	16	4.3
Juni . . .	25.0	37.8	11.3	67	1.1	10	1.4
Juli . . .	26.8	38.3	13.1	68	0.8	3	0.3
August . .	27.8	39.4	14.0	66	0.7	2	0.5
September .	26.0	38.1	12.3	73	1.0	1	0.6
October . .	22.0	34.2	8.7	76	1.9	9	2.3
November .	16.2	29.0	4.1	82	3.4	50	6.5
December .	12.3	25.3	1.1	85	3.7	59	7.8
Jahr:						405	

Meteorolog. Zeitschr. 1889, pag. 427.

Tabelle XXIV.

Athen. (1859—1882.)

	Temperatur			Mittlere Regenmenge	Regentage¹)	Trübe Tage
	Mittel	Mittleres Maximum	Mittleres Minimum			
December .	9.87	12.81	7.66	69.4	10.9	5.3
Januar . .	8.20	10.87	3.97	52.6	9.8	5.0
Februar . .	8.89	12.63	5.09	37.9	8.0	4.0

¹) Mit messbarem Niederschlag.

Tabelle XXIV (Fortsetzung).

März . .	11.33	14.19	6.64	36.7	8.2	4.3
April . .	15.04	17.80	10.69	19.1	6.3	1.9
Mai . .	19.95	22.24	17.53	24.5	5.1	1.0
Juni . .	24.45	26.65	22.75	10.8	2.3	0.5
Juli . . .	27.00	28.19	25.36	7.4	1.6	0.1
August . .	26.75	28.91	25.68	10.7	1.9	0.1
September .	23.42	25.67	20.19	15.4	2.6	0.4
October .	18.75	20.74	16.63	53.1	7.1	2.1
November .	14.02	12.67	8.74	70.4	8.9	3.8
Jahr:				408.0	72.8	

Tabelle XXV.

Rom.

	Temperatur			Regen-		Bewöl-kung	Relat. Feuchtig.	Wind-geschwin-digkeit
	Mittel	M. Min.	M. Max.	Menge	Tage			
December . .	7.4	—1.3	16.0	82	11.5	5.2	75	204
Januar . . .	6.7	—1.8	15.3	74	11.8	5.0	74	200
Februar . .	8.1	—0.5	16.7	60	10.5	4.9	73	180
März . . .	10.3	1.3	19.0	64	11.5	5.5	68	226
April . . .	13.9	4.7	23.1	60	10.6	4.6	65	189
Mai . . .	17.9	8.5	28.5	55	9.7	4.3	61	195
Juni . . .	21.9	12.8	31.3	38	7.5	3.5	61	197
Juli	24.6	15.2	34.0	17	3.6	1.8	56	210
August . . .	24.3	14.9	34.2	29	5.0	2.1	58	199
September . .	21.3	11.8	30.6	70	8.6	3.4	64	177
October . .	16.6	6.6	26.0	106	11.1	4.6	71	181
November . .	10.9	1.2	20.0	114	12.8	5.4	74	201
Jahr . . .				769				

Meteorolog. Zeitschrift Bd. III S. 409.

Tabelle XXVI.

Malaga. 36° 43′ n. B., 4° 27′ w. L., Seehöhe 23 m.

	Temperatur Mittlere Extreme	Monatl. Extreme	Relative Feuchtigk.	Regen- Menge	Regen- Tage	Wind-starke Tage	Heitere Tage
Januar . .	21.2	3.5	70	76	4.9	1.7	12.8
Februar . .	23.9	5.7	69	50	4.5	2.2	11.0
März . . .	24.6	6.4	68	84	7.1	2.2	10.9
April . . .	27.8	8.6	61	68	7.1	2.3	9.6

Tabelle XXVI (Fortsetzung)

Mai	31.1	11.0	61	28	4.3	1.2	16.3
Juni . . .	35.2	15.3	60	13	1.9	0.8	22.2
Juli . . .	38.0	18.3	62	3	0.8	0.3	25.5
August . .	38.7	18.1	62	5	0.8	0.6	23.8
September .	34.3	15.0	62	27	1.8	1.8	26.0
October . .	29.0	10.2	65	64	4.6	3.8	13.8
November .	25.5	6.6	68	87	4.6	2.2	14.0
December .	21.6	3.0	70	102	5.8	2.3	14.0
Jahr				607	46.2	20.8	173.9

Tabelle XXVII.

Lissabon.

	Mittlere Temperatur	Relative Feuchtigk.	Bewölkung (0—10)	Verdunstung	Regen- Menge	Regen- Tage
December	10.2	79	5.0	57	91	12.6
Januar	10.3	81	5.7	55	98	15.4
Februar	10.9	76	5.0	69	94	12.5
März	12.4	70	4.7	118	88	12.0
April	14.6	70	5.0	141	48	9.7
Mai	16.6	69	4.6	172	56	10.0
Juni	19.5	64	3.3	244	14	4.7
Juli	21.2	62	2.0	263	3	1.8
August	21.7	61	1.9	270	9	2.0
September . . .	19.9	67	3.6	189	34	7.2
October	16.9	73	4.8	121	87	11.0
November	13.5	78	5.4	74	109	13.0
Jahr					731	

Tabelle XXVIII.

Tanger.

	Temperatur 7h.	Temperatur 12h.	Temperatur 9h.	Tage heiter	Tage trüb	Regen- Menge	Regen- Tage	Stürme
December . .	11.2	14.5	12.3	11	11	110	10.0	3
Januar . . .	11.6	15.2	12.6	9	13	118	11.7	6
Februar . .	12.5	16.1	13.2	9	10	90	12.0	4
März . . .	13.5	17.0	13.9	10	11	128	15.2	6
April . . .	15.0	18.1	15.1	9	9	119	13.2	4
Mai	17.9	21.1	17.6	14	7	63	8.2	5

Tabelle XXVIII (Fortsetzung).

Juni	21.0	24.0	20.2	17	3	7	2.5	3
Juli	23.0	26.3	22.7	21	4	3	1.7	4
August . . .	23.1	27.2	23.4	21	4	9	0.8	4
September . .	20.4	24.4	21.0	18	3	10	2.2	3
October . .	17.3	21.0	18.1	12	9	85	9.3	3
November . .	14.3	18.2	15.4	11	9	73	7.5	2
Jahr. . . .				162	93	815		

(Meteorolog. Zeitschr. Bd. IV, 1887, S. 27.)

Die nördliche temperirte Zone besitzt im Küstenland Kaliforniens ein zweites Gebiet der Winterregen und trockenen Sommer, welchen wiederum eine xerophile Vegetation von Hartlaubhölzern entspricht.

Die jährliche Regenmenge beträgt in San Francisco 55 cm, in Monterey 40 cm, die procentige Vertheilung desselben auf die Monate ist nach Woeikof für ganz Kalifornien:

Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.
20	14	16	8	4	0.3	0.1	0.1	0.5	2	11	24

Vollständige klimatische Tabellen wie die im Vorhergehenden mitgetheilten scheinen für Kalifornien nicht zu existiren. Die mittlere Temperatur des Winters ist in San Francisco 10,5, diejenige des Sommers 14,8.

§ 7. **Schlussfolgerungen.** Die drei in diesem Kapitel unterschiedenen Formen des Regenklimas in den warmtemperirten Gürteln können in Bezug auf die Existenzbedingung der Vegetation auf zwei Typen zurückgeführt werden. Der erste Typus setzt sich, meteorologisch betrachtet, allerdings aus sehr heterogenen Elementen zusammen, indem er Gebiete mit ungefähr gleichmässiger Feuchtigkeit mit solchen, die vorwiegend Winter- und Frühsommerregen, aber trockene Spätsommer und solchen, die trockene Winter und nasse Sommer besitzen, zusammenfasst. Der gemeinsame Zug besteht darin, dass hohe, der Vegetation günstige Temperaturen mit reichen Niederschlägen, wenn auch nur im Frühsommer, zusammenfallen. Das Klima ist demnach während der warmen Monate tropenähnlich und verleiht der Vegetation tropenähnlichen Charakter.

Wir finden hier der tropischen ganz ähnliche Vegetationstypen und an ähnliche Verhältnisse der Hydrometeore gebunden. Sehr reiche Niederschläge bedingen das Auftreten des temperirten Regenwalds, weniger reiche, aber während der Vegetationszeit, namentlich des Frühsommers häufige Regen dasjenige der Grasflur und zwar, wegen der milden Wintertemperatur in der tropischen Form der Savanne, welche, bei zunehmender Regenmenge, zunächst in

Savannenwald übergeht. Unregelmässige durch Trockenzeiten unterbrochene Niederschläge in der Vegetationszeit schliessen die Grasflur aus und bedingen das Auftreten des genügsamsten aller Gehölztypen, des Dorngehölzes, als Wald, Gebüsch oder Gesträuch. Noch grössere Trockenheit führt zur Wüste.

In den zum zweiten Typus gehörigen Gebieten fällt die Regenzeit mit den kühlen Wintertemperaturen zusammen. Letztere liegen aber für eine Anzahl vegetativer Processe, namentlich für das Wachsthum, unterhalb des Optimum, in einigen der hierher gehörigen Gebiete sogar zeitweise unterhalb des Minimum. Der Sommer ist sehr trocken. Solche klimatische Bedingungen sind auf die betreffenden Klimagebiete der warmtemperirten Gürtel beschränkt und dementsprechend ist der ökologische Charakter ihrer Vegetation, nämlich die Herrschaft der immergrünen xerophilen Gehölze, ohne Analogon in den tropischen Zonen und den winterkalten Gürteln der temperirten.

Literatur.

Die meteorologischen Tabellen sind aus: Zeitschrift der österreichischen Gesellschaft für Meteorologie 1866—1885 (I—XX) und: Meteorologische Zeitschrift der deutschen und österreichischen meteorologischen Gesellschaft 1882—1896. —

Die allgemeinen Darstellungen stützen sich namentlich auf: Hann, Handbuch der Meteorologie. Zweite Auflage. 1897. Drei Bände, und desselben Verfassers Atlas der Meteorologie. Gotha 1887. Für Südafrika wurde benutzt: K. Dove, Das Klima des aussertropischen Südafrika. Göttingen 1888.

IV. Die immerfeuchten und die sommerfeuchten Gebiete der warmtemperirten Gürtel.

1. Die subtropischen und temperirten Regenwälder. § 1. Die subtropischen Regenwälder. Charakter. Verbreitung. Süd-Brasilien. Nord-Argentinien. Goldküste und Florida. — § 2. Der temperirte Regenwald im Allgemeinen. Oekologischer und floristischer Charakter. Verbreitung. — § 3. Der neuseeländische Regenwald. Darstellung Hochstetter's. Oekologische Merkmale nach Diels. — § 4. Der australische temperirte Regenwald. — § 5. Der temperirte Regenwald in Süd-Japan. — § 6. Der temperirte Regenwald in Süd-Chile. Valdivien nach Philippi. Juan Fernandez nach Johow. **2. Die xerophilen Gehölzformationen der warmen temperirten Gürtel.** § 1. Dorngehölze. Charakter und Verbreitung. „Espinalformation" in Argentinien. — § 2. Savannenwälder. Cebilwälder in Nord-Argentinien. Eucalyptus-Wälder in Australien. **3. Die Grasflurformationen der warmtemperirten Gürtel.** § 1. Verbreitung. Nördlicher Gürtel. Savannen in Texas und Neu-Mexico. — § 2. Südafrikanische Grasfluren. Thode über Britisch-Kaffrarien. Transvaal. — § 3. Die Pampas. Schilderung durch Lorentz. — § 4. Die australischen Grasfluren. Die südaustralischen Savannen nach Schomburgk.

1. Die subtropischen und die temperirten Regenwälder.

Die Gebiete mit reichlichem Regen zu allen Jahreszeiten (mindestens 120 cm) sind in den wintermilden Gürteln der temperirten Zonen, ähnlich wie in den Tropen, von Regenwäldern, d. h. von immergrünen, hygrophilen Wäldern, auf sandigem Boden oder in Sümpfen jedoch von Nadelwäldern eingenommen.

§ 1. **Der subtropische Regenwald.** Der tropische Regenwald überschreitet stellenweise die Wendekreise, zunächst ohne seine charakeristischen Eigenschaften einzubüssen, dann unter allmählicher Verarmung des Formenreichthums und Abnahme der specifisch tropischen Eigenthümlichkeiten, wie Grossblätterigkeit, Plankengerüste, Holzlianen und Holzepiphyten, Epiphyllen, Cauliflorie, Wasserkelche. Das Auftreten einiger temperirter Formen verleiht diesen Schlussabschnitten der



Fig. 238. Subtropischer nordmexikanischer Regenwald der Niederung in Misantla. Platanus sp. mit kletternden Araceen. Nach einer Photographie von Herrn Dr. G. Karsten.

Verlag von Gustav Fischer, Jena. Reproduktion von J. B. Obernetter, München.

tropischen Regenwälder, die man als subtropische bezeichnen kann, ein auch nach der positiven Richtung hin etwas abweichendes Gepräge. Zu den subtropischen, d. h. abgeschwächten tropischen Regenwäldern gehören diejenigen Nord-Mexiko's (Fig. 238), der Südspitze Florida's und der benachbarten Key Inseln, des südlichsten Brasiliens (Rio Grande do Sul), des Ostabhangs der Cordillere in Nordargentinien (Oran, Tucuman), die spärlichen Regenwälder Natal's, wohl auch die etwas abweichenden Wälder in Queensland und Neu-Süd-Wales. Die

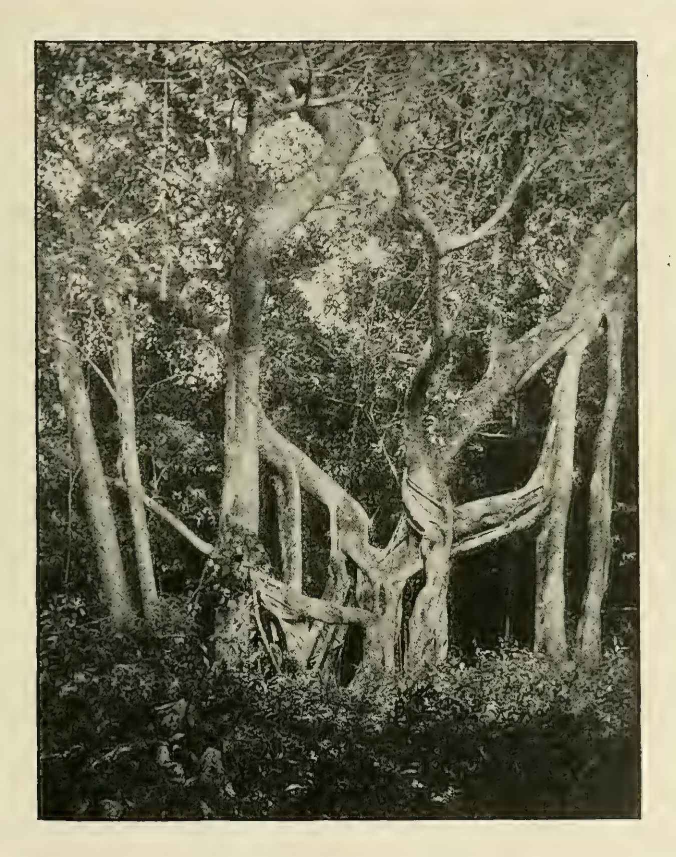


Fig. 239. Ficus aurea im subtropischen Regenwalde Florida's. Aus „Garden and Forest."

Grenze ist namentlich gegen die nachher zu besprechenden viel eigenartigeren temperirten Regenwälder schwer zu ziehen; manchmal stellen solche subtropische Regenwälder das Bindeglied zwischen letzteren und den tropischen Regenwäldern dar.

Der tropische Regenwald der brasilianischen Küste in St. Catharina bei etwa 27° s. B. erschien mir nicht weniger üppig und formenreich, durch die charakteristischen ökologischen Elemente des Tropenwaldes nicht minder ausgezeichnet, als die Wälder von Rio de Janeiro, oder diejenigen von Trinidad

(11° n. B.). Erst in Rio Grande do Sul tritt nach Ihering eine starke Verarmung an tropischen Formen, verbunden mit dem Auftreten neuer, nicht tropischer ein, während gleichzeitig das tropische Gepräge durch Abnahme der Lianen und Epiphyten sich verwischt. Sein südliches Ende erreicht dieser Wald zwischen dem 31° und 32° s. B., an den letzten Abhängen der Serra dos Taypes.

Wie der brasilianische, setzt sich auch der bolivianische Tropenwald unter allmählicher Verarmung und Hinzutreten temperirter Formen über den Wendekreis hinaus fort, hört aber bereits zwischen dem 27° und 28° s. B. in Tucuman auf. Die auch hier eintretende Verarmung des Typus zeigt sich



Fig. 241. Subtropischer Regenwald (Eichenwald) in Louisiana. Quercus virens. Links: Arundinaria macrosperma (Cane). Nach einer Photographie.

namentlich in der Abnahme der Mannigfaltigkeit und Stattlichkeit der Holzlianen und der phanerogamischen epiphytischen Flora, welch' letztere in Tucuman nur noch wenige Orchideen (Oncidium), neben einigen Rhipsalis- und Peperomia-Arten und den herrschenden Bromeliaceen aufzuweisen hat. Die Bäume wachsen, in höherem Maße als in den eigentlichen, nachher zu besprechenden temperirten Regenwäldern, in bunter Mischung und erreichen stattliche Dimensionen. Ein reiches, theils kleinblätteriges, theils grossblätteriges Unterholz aus Dicotylen — Baumfarne und Bambusen fehlen — füllt die Zwischenräume mehr oder weniger aus.

Die stattlichsten Bäume im Regenwalde von Tucuman sind nach Lorentz namentlich: Machaerium fertile (wird bis gegen 150′ hoch), Nectandra por-



Fig. 240. Florida: Rand eines Waldes von Quercus virens mit Tillandsia usneoides behangen. Nach einer Photographie des Herrn Webber.

phyria, Juglans nigra L. var. boliviana D. C., Cupania uruguensis u. C. vernalis, Cedrela brasiliensis v. australis, Acacia-Arten, Eugenia Mato und Eu. uniflora, Myrsine floribunda und M. marginata, Chorisia insignis (eine Bombacee mit angeschwollenem, stacheligem Stamme), Pentapanax sp., kleine Bäume sind u. a. Terminalia sp. (Lanza amarilla), Ruprechtia excelsa, Schmidelia edulis, Achatocarpus nigricans, Erythroxylum ovatum, Candia pubescens, Kageneckia amygdalifolia, verschiedene Solanaceen wie Jochroma arboreum, Solanum verbascifolium und pulchrum etc.

Unter den noch niedrigeren, mehr oder weniger strauchigen Holzgewächsen unterscheidet Lorentz hartholzige, die zuweilen baumartig werden, und festere, kleinere Blätter haben (Celtis Tola, C. acuminata, Acacia tucumanensis, diese drei stachelig und mehr lianenartig; Enkea Sieberi; Pisonia hirtella, Abutilon niveum etc.), von solchen, die bei niederem Wuchs wenig holzig und breitblätterig sind (Phytolacca bogotensis, Celosia major, Chamissoa celosioides, Acalypha cordifolia, Phenax urticifolius, Boehmeria caudata, einige Solaneen etc.).



Fig. 242. Subtropischer Regenwald in Mittelflorida. Sabal Palmetto. Nach einer Photographie.

Die größten Lianen sind Bignoniaceen. Ausserdem klettern im Walde verschiedene Leguminosen, wie Canavalia gladiata, Desmodium adscendens, Colagonia australis, Rhynchosia melanosticha; Euphorbiaceen (Tragia volubilis und dodecandra); Malpighiaceen (Heteropteris glabra, Janusia guaranitica); Sapindaceen (Serjania fulta und foveolata); Cucurbitaceen (Cyclanthera tamnifolia, Prasopepon cucumifolius, Sicyos montanus). Die krautige Flora des Bodens ist arm; sie setzt sich zusammen aus einigen Farnen, breitblätterigen Gräsern, der Phytolaccacee Petiveria alliacea und anderen meist unscheinbar blühenden Dicotylen.

Auch die nördliche Fortsetzung des tropischen Regenwalds an der amerikanischen Ostküste, in Mexiko, Louisiana, Florida zeigt noch rein tropische, dem nachher zu schildernden autochthonen temperirten Regenwald fremde Erscheinungen, wie kletternde Araceen — die sich auf

unserer Fig. 238 an Platanen, also einer temperirten Baumform kletternd zeigen, baumartige epiphytische Feigen vom Banyantypus aber von weniger mächtigen Dimensionen (Fig. 239) etc. An der Küste von Louisiana und im mittleren und nördlichen Florida sind die tropischen Anklänge in Flora und Oekologie viel schwächer, immergrüne Eichen (Quercus virens) (Fig. 241) werden vorherrschend, die Palmen gehören temperirten Sabal-Arten an und nur eine, S. Palmetto erreicht Mittelhöhe (Fig. 242), die Epiphyten bestehen nur noch aus wenigen krautigen Formen, von welchen eine allerdings die Landschaften oft beherrscht, die auch in den Tropen und den nördlichen temperirten Zonen Amerika's allgemein verbreitete Tillandsia usneoides (Fig. 240). Der Laubwald tritt übrigens in den feuchtwarmen temperierten Gebieten Nordamerika's sehr zurück, indem edaphische Einflüsse das Auftreten von Nadelwäldern bedingen (Pinus-Wälder (Fig. 244) auf Sandboden, Taxodium distichum (Fig. 48) in Sümpfen).[1])



Fig. 243. Aus dem subtropischen Regenwald in Mittelflorida. Nach einer Photographie.

Ich fand den subtropischen Regenwald in Nord- und Mittelflorida hauptsächlich charakterisiert durch die immergrüne Lebenseiche, Quercus virens, zu welcher die höchsten Bäume gehören, durch Magnolia grandiflora, die mit ihren großen, glänzenden Blättern an manche tropischen Feigenbäume erinnert, im April aber von riesigen, weissen Blüthen geschmückt ist; ferner durch Sabal Palmetto R. et S., eine kleine, aber schlanke Fächerpalme, endlich nicht am wenigsten durch Tillandsia usneoides, die auf dem Walde einen grauen Schleier ausbreitet. Das reich entwickelte Unterholz besteht oft nur aus Zwergpalmen (Sabal Adansonii, serrulata), sonst aus sehr verschiedenartigen Sträuchern, die zuweilen in ihrer Blattgrösse nicht weniger als in ihrer systematischen Stellung an Sträucher des tropischen Regenwaldes erinnern (z. B. Styrax grandifolium Ait.). Die holzigen Lianen sind wenig

[1]) Vgl. Kapitel VIII.



Fig. 244. Florida: Kiefernwald bei Punta Gorda. *Pinus heterophylla* (Ell.) Sudw.: Unterholz aus *Sabal serrulata*, dazwischen Gräser. Nach einer Photographie des Herrn Webber.

verschiedenartig; am meisten fällt im ersten Frühling durch ihre grossen, gelben, duftenden Blüthenglocken Gelsemium sempervirens (Loganiaceen) in die Augen, in allen Lichtungen, namentlich am Ufer der Flüsse. Epiphyten sind ausser Tillandsia usneoides noch einige andere Tillandsien, theils die schmalblätterige T. recurvata, teils Arten vom gewöhnlichen rosettenförmigen Habitus (T. utriculata Sec. etc.), eine kleine Orchidee, die nördlich bis Süd-Carolina verbreitet ist (Epidendrum conopseum Ait.), das noch weiter nach Norden dringende, massenhaft auftretende Polypodium incanum, Polypodium aureum, dessen grosse Wedel meist die beschuppten Stämme des Palmetto schmücken, und die zierliche Vittaria lineata, die mit Vorliebe zwischen den weissen Moospolstern des ebenfalls tropischen Octoblepharum albidum ihre schmalen Blätter erhebt.

Die Kiefernwälder bestehen ganz vorwiegend aus Pinus australis Michx. (Pinus palustris L.). Sie sind sehr licht und besitzen ein gestrüppartiges Unterholz, in welchem namentlich kleine Sabal-Arten (S. Adansonii und serrulata) massenhaft aufzutreten pflegen.

§ 2. **Der temperirte Regenwald.** Während die eben geschilderten verarmten und bald aufhörenden subtropischen Fortsätze der tropischen Regenwälder relativ wenig eigenartiges bieten, tritt in grösserer Entfernung der Wendekreise, theilweise ebenfalls mit dem Tropenwalde zusammenhängend und mit ihm durch Uebergänge verbunden, theilweise in geographischer Isolirung, aber stets als ganz selbständige Bildung innerhalb des Typus, der temperirte Regenwald auf.

Wie der tropische, ist auch der temperirte Regenwald wesentlich von immergrünen hygrophilen Bäumen gebildet, denn darin liegt gerade das wesentlichste Merkmal des Regenwaldes. Meistens jedoch treten auch hier periodisch belaubte Bäume als untergeordnete Bestandtheile auf, doch sind diese nicht mehr regengrüne, sondern sommergrüne Bäume, wie z. B. Fagus obliqua in Süd-Chile etc.

Die Grossblätterigkeit der tropischen Holzgewächse ist im temperirten Regenwalde selten. Meist sind vielmehr die Blätter klein (Fig. 245), dabei von festerer, mehr lederartiger Beschaffenheit. Sie sind unbehaart, oberseits gewöhnlich glänzend, ganzrandig oder wenig zertheilt, zuweilen jedoch gefiedert, ohne „Träufelspitze“ und enthalten oft Wasserspeicher in Form von Wassergewebe, mehrschichtiger Epidermis oder Schleimzellen; ihre Cuticula ist meist ziemlich dick. Solche schwach ausgebildete Schutzmittel gegen Transpiration zeigen sich bekanntlich auch bei den Bäumen des tropischen Regenwalds. Der ganze Charakter des Laubes weist jedoch im temperirten Regenwalde auf etwas ungünstigere Bedingungen der Wasserversorgung hin, welchen weniger sommerliche Trockenheit als die Erkaltung des Bodens im Winter zu Grunde liegen dürfte.



Fig. 245. Blätter einiger der wichtigeren Laubbäume des neuseeländischen Regenwaldes. *1* Alseuosmia macrophylla. *2* Olea montana. *3* Nesodaphne Tawa. *4* Knightia excelsa. *5* Pittosporum Colensoi. *6* Pittosporum tenuifolium. *7* Metrosideros lucida. *8* Fagus fusca. *9* Hedycarya dentata. *10* Myrtus bullata. *11* Kleinmannia silvicola. *12* Myrsine Urvillei. *13* Coprosma foetidissima. *14* Phebalium nudum. *15* Fagus Solandri. Nat. Gr.

Die bei tropischen Bäumen so häufigen Brettergerüste kommen im temperirten Regenwalde nur ausnahmsweise vor. Epiphyllie, Cauliflorie, Wasserkelche sind hier unbekannt.



Fig. 246. Ast von Podocarpus sp. mit epiphytischen Orchideen bewachsen. Smith-Sound, Neu-Seeland. Nach einer Photographie.

Das Unterholz zeigt ebenso oft dichten Wuchs als in den Tropen; dagegen entbehrt es der reichen Frondosität bei schwacher Verzweigung, welcher namentlich die tropisch-amerikanischen und die malayischen Regenwälder ihre unvergleichliche Ueppigkeit zum grossen

Theile verdanken. Aehnliches gilt von den Lianen. Auch sie sind im temperirten Regenwalde beinahe stets reichlich vorhanden, aber nie in der Mannigfaltigkeit und mit den mächtigen Dimensionen derjenigen wärmerer Gebiete. Ein solches Bild der Abschwächung innerhalb des gleichen Typus zeigt endlich ebenfalls die epiphytische Vegetation (Fig. 246 und 248). Farne und Phanerogamen schmücken, wie im tropischen, auch im temperirten Regenwalde stets Stämme und Aeste der Bäume; aber ihre Armuth an Formen, ihre meist geringe Grösse, welche Baumdimensionen nie erreicht (mit einer Ausnahme in Juan



Fig. 247. Astelia Banksii, blühend, ca. 1 m hoch. Neu-Seeland. Kew Gardens Photographie von Herrn J. Gregory, Plant photographer.

Fernandez), das Vorherrschen unter ihnen der genügsamen Farne weisen auf weniger günstige Bedingungen hin.

Seiner floristischen Zusammensetzung nach stimmt der temperirte Regenwald in der grossen Mannigfaltigkeit seiner Baumarten mit dem tropischen überein; doch ist weit häufiger als in letzterem eine Art oder eine Gruppe verwandter Arten vorherrschend. So wachsen in demselben Quercus- oder Fagus-Arten gerne gesellig. Temperirte Formen sind tropischen beigemischt; letztere sind natürlich in Wäldern, die mit denjenigen der Tropen zusammenhängen, zahlreicher als



Fig. 248. Gelichtete Partie im temperirten Regenwald der Nordinsel Neu-Seelands (Waitarerei). Baumfarne (Cyathea medullaris). Links: Pseudopanax crassifolius in der schmalblätterigen Entwickelungsstufe. Auf den Bäumen im Hintergrunde und rechts eine epiphytische Astelia. Nach einer Photographie.

etwa in den ganz isolirten Regenwaldgebieten Valdivia's und Neu-Seelands.

Die in ihrer Lebensweise am meisten an das tropische Klima gebundenen Elemente des Regenwaldes, die farnartigen und phanerogamischen Epiphyten sind, innerhalb des temperirten Regenwalds, ganz vornehmlich tropischen Ursprungs, weit mehr als die Bodenpflanzen; ja, die Wälder Neuseelands und Valdiviens haben allein, neben tropischen, einige wirklich autochthone Epiphyten entwickelt, während die weniger feuchten Wälder Japans, Australiens, Argentiniens und Nordamerikas nur tropische Auswanderer oder aus solchen hervorgegangene Arten besitzen. Unter diesen befinden sich sogar die letzten Auswanderer der tropischen Flora, wie Tillandsia usneoides (Fig. 240) und Polypodium incanum in Nordamerika.

Nur an wenigen Stellen ausserhalb der Wendekreise haben sich die Bedingungen, welche das Gedeihen der Phanerogamen des Bodens auf rissiger Baumrinde, diese erste Stufe bei der Entstehung von Epiphyten, vereinigt gefunden — denn von dem gelegentlichen Vorkommen von solchen in Höhlungen und dgl. ist natürlich abzusehen. Namentlich setzte der epiphytischen Lebensweise die Winterkälte ein unüberwindliches Hinderniss entgegen, denn während derselben vermögen die Wurzeln auf die Baumrinde fallende Niederschläge nicht zu verwenden. Daher konnten nur solche Phanerogamen, die sich in den Tropen an grösste Trockenheit angepasst hatten, Gebiete mit Winterkälte als Epiphyten besiedeln, vorausgesetzt dass sie, wie die oben erwähnten tropischen Auswanderer in Nordamerika, tiefere Temperaturen als solche vertrugen.[1])

Ueber Structur und Lebensweise der Gewächse in den temperirten Regenwäldern, namentlich in den interessantesten, weil isolirtesten derselben, denjenigen von Neu-Seeland und Valdivia, liegen bis jetzt nur wenige an Ort und Stelle gemachte Beobachtungen vor.

Hochstätter entwirft folgende populär gehaltene Schilderung des temperirten Regenwalds auf Neu-Seeland: „Betritt man den Wald, so sind es abermals Farne, welche vor allem in die Augen fallen, herrliche Farnbäume mit schuppenartig gezeichneten Stämmen und zierlichen Kronen (Dicksonia und Cyathea), Hymenophyllen und Polypodien in den mannigfaltigsten Varietäten, welche üppig den Stamm der Waldbäume bedecken, die seltsame Form des Nierenfarn (Trichomanes reniforme), dessen runde nierenförmige Blätter am Rande ringsum auf

---

[1]) Solche erste Anfänge des Epiphytismus, nämlich das gelegentliche Vorkommen von Bodenpflanzen auf Bäumen sind, nach Johow, in den Regenwäldern von Juan Fernandez häufig, l. c. S. 250.

die zierlichste Weise mit Samenkapseln besetzt sind, Farnkräuter in den Aesten und Zweigen der Bäume, Farnkräuter am Boden, lebendig gebärende Asplenien (Asplenium bulbiferum), zarte Goniopteris- und Leptopteris-Arten, kurz Farnkräuter in jeder Art und Zahl.



Fig. 249. Flusslandschaft in Neu-Seeland (Mahinapua creek). An den Ufern im Vordergrund: Phormium tenax. Im Hintergrund: Podocarpus dacrydioides? Nach einer Photographie.

Aber auch im Wald fast nirgends bunte Blüthen und Blumen, wenig krautartige Gewächse, nichts als Sträucher und Bäume, Sträucher mit unscheinbaren grünen Blüthen . . . . Nur wenige Bäume wachen gesellschaftlich, und nur in der Kauri-Fichte (Dammara australis), der

Kahikatea-Fichte (Podocarpus dacrydioides) und der Schwarzbirke (Fagus fusca) haben wir einzelne Arten, die durch massenhaftes Vorkommen oder durch besondere Gruppirung physiognomisch in der Landschaft hervortreten. Ausser den Kauri-Wäldern des Nordens, den Kahikatea-



Fig. 250. Buchenwald auf der Stewart-Insel, südlich von Neu-Seeland. Nach einer Photographie.

Wäldern an sumpfigen Flussufern und dem Schwarzbirkenwald auf der Südinsel lässt sie sich daher nicht vergleichen mit dem individuellen Charakter unserer Fichten-, Buchen- oder Eichenwälder . . . .

„Zu den Hauptzierden des gemischten Waldes gehören die ver-

schiedenen Arten von Coniferen. Totara (Podocarpus totara) und Matai (Podocarpus spicata) sind grosse, schöne Waldbäume, die man in jedem Walde antrifft, Rimu (Dacrydium cupressinum) zeichnet sich durch hängende Blätter und Zweige, Tanekata (Phyllocladus trichomanoides) durch seine petersilienartigen Blätter aus. Neben ihnen erhebt sich die pappelähnliche Rewarewa (Knightia excelsa), zu den Proteaceen gehörig, der Hinau-Baum (Elaeocarpus hinau), dessen Früchte das Lieblingsfutter der Papageien sind . . . . Auch der Kowai (Edwardsia microphylla) mit seinen herrlichen gelben Schmetterlingsblüthen erreicht in manchen Gegenden eine ansehnliche Grösse. Zu den grössten Waldbäumen gehören ferner mehrere Repräsentanten aus der Familie der Myrtaceen und Laurineen, vor allem der Rata-Baum (Metrosideros robusta), dessen oft 40 Fuss im Umfang messender Stamm stets mit Schmarotzern aller Art bedeckt ist, und dessen Krone scharlachrothe Blüthenbüschel trägt, ferner Kahikatoa (Leptospermum), Tawa (Laurus), Pukatea (Laurelia), Karaka (Corinocarpus) und viele andere. Das Unterholz bilden Gebüsche und Sträucher der mannigfaltigsten Art, namentlich Panax- und Aralia-Arten, über welche die zierliche Nikau-Palme (Areca sapida), die einzige Repräsentantin ihres Geschlechtes in Neu-Seeland, malerisch ihre saftig grüne Krone erhebt."

„Während diese Palme und die oben erwähnten Farnbäume durch ihre Formen an tropischen Wald erinnern, verdankt der neuseeländische Wald seine tropenartige Fülle den zahllosen Schmarotzergewächsen, Farnen, Pandanen (Freycinetia, Banksia) und Orchideen, welche Stämme und Aeste bedecken, und den Schlingpflanzen (Rhipogonum, Rubus, Metrosideros, Clematis, Passiflora, Sicyos etc.), welche den Boden verstricken und namentlich sich in die höchsten Bäume schlingen. Dadurch wird der Urwald zu einem undurchdringlichen Dickicht, das mit dem Messer oder Schwert durchgehauen werden muss für jeden Schritt, den man auf ungebahntem Wege darin machen will. Auf den schmalen Pfaden der Eingeborenen arbeitet man sich nur mühsam durch über das knorrige Wurzelwerk der Bäume und durch die immer wieder nach kurzer Zeit den Durchgang versperrenden Schlinggewächse . . . ."[1]) Reiche Mischung der floristischen Bestandtheile verbunden mit grosser Ueppigkeit zeigt sich in Neu-Seeland vornehmlich auf der Nord-Insel und nimmt im südlichen Theil der Süd-Insel ab, indem Buchen immer mehr vorherrschen (Fig. 250).

Im Folgenden sollen einige Charakterzüge, hauptsächlich nach Diels' Untersuchungen, etwas genauer ins Auge gefasst werden. Die Coniferen nehmen unter den Bäumen den ersten Rang, was die Individuenzahl betrifft, ein. Eigentliche Nadelblätter kommen bei ihnen nicht vor, sondern theils dicht-

[1]) l. c. S. 418.

dachige Schuppenblätter (Libocedrus Doniana Endl., Podocarpus dacrydioides A. Rich., Dacrydium-Arten), theils grössere breitere Blätter (Agathis australis Salisb., Podocarpus- und Phyllocladus-Arten). Die systematische Mannichfaltigkeit der dicotylen Holzpflanzen ist eine erstaunliche (110 Arten aus



Fig. 251. Waldbäume des neuseeländischen Regenwaldes: Coniferen. *1* Phyllocladus glaucus Cass. *2* Dammara australis. *3* Dacrydium cupressinum Soland. *4* Podocarpus ferruginea Don. *5* Podocarpus Totara A. Cunn. Nat. Gr.

61 Gattungen und 39 Familien, aber noch erstaunlicher ihre habituelle Aehnlichkeit. Beinahe sämmtlich besitzen sie lederartige, eiförmige, ganzrandige, oberseits glänzende Blätter, welche, an höheren Bäumen, Vorrichtungen zur Wasserspeicherung (Wassergewebe, Schleimzellen u. dergl.) zu besitzen pflegen.

Das dichte Unterholz ist reich an Baumfarnen. Kleinere Farne bilden den wesentlichen Bestandtheil der krautigen Bodenflora, deren Lücken von Moosen eingenommen sind. Die Stammbasen sind von Hymenophyllaceen überzogen, höher hinauf werden sie von anderen epiphytischen Farnen (Arten von Polypodium, Asplenium etc.) ersetzt; auf den Baumästen prangen die grossen Rosetten der endemischen Astelien (A. Cunninghamii Hook. fil., A. Solandri Cunn., A. spicata Col. u. a.) (Fig. 247 u. 248), welche, wie die ihnen ähnlichen epiphytischen Bromeliaceen, zwischen ihren dichtschliessenden Blättern Wasser sammeln, das sie wahrscheinlich in ähnlicher Weise benutzen. Andere autochthone Epiphyten sind strauchig entwickelt (Pittosporum cornifolium A. Cunn. und P. Kirkii Hook. f., Metrosideros robusta A. Cunn. und M. Colensoi Hook. f., Griselinia lucida Forst., Gaultheria epiphytica Col.), die Luzuriagee Enargea marginata B. et S. erinnert, wie die epiphytische Griselinia, an den Regenwald Süd-Chiles, einige Orchideen und eine Peperomia deuten auf theils alte, theils recentere Einwanderungen aus den Tropen. Wie die Epiphyten treten auch die Lianen im Vergleich zum tropischen Regenwalde in Bezug auf Formenreichthum stark zurück; sie bilden aber doch, dank des massenhaften Auftretens der Individuen, einen wesentlichen Bestandtheil derselben. Es sind theils Ranker (namentlich Clematis-Arten), theils Winder (Arten von Lygodium, Rhipogonum, Mühlenbeckia, Parsonsia, Ipomoea, Senecio), theils Wurzelkletterer (namentlich Metrosideros-Arten), theils Spreizklimmer (Rubus australis). Charakteristisch für diese Lianenflora sind die anderswo nicht kletternden Myrtaceen.

§ 4. **Der australische Regenwald.** Ganz eigenartige Physiognomie zeichnet die „Fern gullies" in Victoria aus, eine Waldform, die allerdings ihre Ueppigkeit mehr dem Grundwasser als dem Regen verdankt. Auf weiten Strecken besteht hier der Wald aus zwei scharf begrenzten Stockwerken, einem unteren aus Baumfarnen, das sich bis 40—50′ engl. erhebt und einem oberen aus Eucalypten, dessen durchschnittliche Höhe 300—400′ engl. betragen dürfte. Die Eucalypten gehören zu mehreren Arten, namentlich zu E. amygdalina und E. obliqua; sie stehen bald dichter zusammen, bald in grösseren Entfernungen von einander. Unter den Baumfarnen herrschen Alsophila australis R. Br. und Dicksonia antarctica Labill. (Fig. 252) vor. Auch die Vegetation des Bodens ist oft meilenweit beinahe nur von Farnen in den verschiedensten Formen gebildet (z. B. Pteris aquilina, Pt. incisa Thunb., Asplenium bulbiferum Forst., A. aculeatum Sw., Lomaria-Arten, Davallia dubia Gaud., Gleichenia flabellata R. Br. und Gl. circinata Sw. u. a. m.), und krautige Farne überziehen die Baumfarnstämme als Epiphyten (z. B. Polypodium grammitidis R. Br., P. australe Mett., Aspidium capense Willd., Hymenophyllum tunbridgense Sm.).

Andere Bezirke des Waldes bieten ein anderes, mehr an dasjenige typischer Regenwälder erinnerndes Bild dar. Unterholz aus dicotylen Bäumen und Sträuchern bildet, mit Farnbäumen zusammen, zwischen den auch hier hochthürmenden Eucalypten die Ausfüllung der Zwischenräume; höchst eigenartig ist dieses untere Gehölz durch den Reichthum an baumartigen Compositen, wie Atherospermum moschatum, Helichrysum ferrugineum, Senecio Bedfordi etc.,

auch mehrere Acacien (z. B. A. decurrens in zwei Var., A. retinodes, A. leprosa, A. penninervis) kommen in demselben vor, neben verschiedenen Holzgewächsen aus anderen Familien. Die vorwiegend dünnstämmigen, meist krautigen Lianen sind namentlich durch Rubus macropodus und durch ein, einzelne Partieen des Waldes undurchdringlich machendes Gras, Tetrarena tenacissima,



Fig. 252. Natürliche Waldpartie im Park von Sydney. Nach einer Photographie.

vertreten, das zu den eigenartigsten Erzeugnissen dieser merkwürdigen Wälder gehört und an tropische Ueppigkeit erinnert. „Die rankende Tetrarena," sagt Krone, „bildet hier und da hohe, dicht verfilzte grüne Wände von Eucalyptenstämmen oder aus den Laubkronen anderer Bäume und Gesträuche herab oder zwischen hohen Baumfarnen, deren alte abgestorbene Wedel, die an

den Stämmen herunterhängen, immer mit hineingesponnen werden. Oft hat das Gras ganze Wegstrecken überkleidet und dabei zugleich alte, in das Waldlabyrinth hineingefallene querliegende Riesenstämme von Eucalypten und die aus diesen wieder hervorwachsende üppige Vegetation mannigfacher Art oder umgestürzte Farnstämme mit ihren dürr gewordenen, aber dessenungeachtet noch an ihrem Platze befindlichen Wedelkronen derart überstrickt und überwuchert, daß man wie auf einem, freilich nicht ganz regelrecht gepolsterten Kissen darauf geht und dieser Grasfilz eine Art von unzerreisslicher Hängebrücke von Stamm zu Stamm und über breite Einsenkungen bildet, in denen unten der Waldbach dahinbraust . . ." (S. 167—168).

Zu den tropenähnlichen Vegetationsformen gehört auch eine halbepiphytische Farnliane, Polypodium scandens var. Billardieri, welche sich, in Victoria, merkwürdigerweise streng an die hie und da im Walde auftretende immergrüne australische Buche, Fagus Cunninghami, gebunden zeigt. „Am Myrtle-Creek finden wir nachbarlich gruppirte Buchen beisammen, meist Prachtexemplare von hohem Alter und dabei strotzender Gesundheit, deren imponirende Stämme fast bis zur Laubkrone hinauf von dem Polypodium scandens in üppiger Fülle umstrickt sind, das zugleich hier und da von Buche zu Buche in mehrfachen Lianengewinden, die, um sich selbst zurückkehrend, sich wieder vielfach umwuchern, und dann und wann noch hoch hinaufzieht in die Laubkronen der Buchen."[1])

Aehnliche Waldformationen, in welchen das Laubdach hauptsächlich von Eucalypten, das Unterholz von Baumfarnen (Dicksonia antarctica) gebildet ist, kommen auch in Tasmanien vor.[2]) (Fig. 231.)

§ 5. **Der temperirte Regenwald in Süd-Japan.** Grossartig und eigenartig ist, nach Rein's Beschreibung, der temperirte Regenwald in Südjapan, oder er ist es vielmehr früher gewesen, denn er hat beinahe überall der Cultur weichen müssen und ist wesentlich nur in den heiligen Tempelhainen[3]) ganz verschont geblieben.

Hochstämmige immergrüne Eichen (Quercus cuspidata, glabra, thalasiana, phillyraeoides, acuta, sessilifolia, glauca, gilva) bilden die Hauptbestandtheile dieser Wälder und setzen dieselben streckenweise sogar allein zusammen. In der Regel treten jedoch noch andere ebenfalls immergrüne Bäume hinzu, wie der Kampherbaum (Cinnamomum Camphora) und andere Lauraceen, Ilicium anisatum und andere Magnoliaceen. Die ebenfalls allgemein verbreitete Camellie bildet in diesen Wäldern einen dickstämmigen, bis 10 m hohen Baum. Gesträuch aus Ternstroemia japonica, Eurya japonica, Pittosporum Tobira und vielen anderen Arten liefert ein dichtes Unterholz. Dickstämmige holzige Lianen, anscheinend zu den gleichen laubwerfenden Arten gehörig, wie in dem später zu besprechenden winterkahlen Walde, durchziehen mit gewundenen Stämmen die Luft, und die Aeste der Bäume tragen einige

[1]) Krone S. 175—176.

[2]) Die diesbezügliche Arbeit Tenison-Wood's ist mir nicht zugänglich. Vgl. Drude, Pflanzengeographie S. 501.

[3]) Nach Mayr.



Fig. 253. Meeresenge in Kiusiu (Süd-Japan). Immergrüne Vegetation, ein Ueberrest des temperirten Regenwaldes. Nach einer Photographie.

epiphytische Orchideen (Luisia teres, Dendrobium moniliferum, Malaxis japonica, Sarcochilus japonicus), epiphytische Farne, verschiedene parasitische Loranthaceen (Viscum articulatum Burm., Loranthus Yadoriki S. et Z.). In diesen Wäldern finden viele tropische, indo-malayische Familien ihre Nordgrenze, so z. B. die Sterculiaceen, Simarubaceen, Meliaceen, Melastomaceen, Begoniaceen, Ebenaceen, Piperaceen, Scitamineen, Commelinaceen etc.

§ 6. **Der temperirte Regenwald in Süd-Chile.** Folgende Schilderung der Regenwälder in Valdivia, die wir einem Reiseberichte von R. A. Philippi, dem besten Kenner der chilenischen Flora, entnehmen, giebt einige Vorstellung von ihrem ökologischen und floristischen Charakter:

In Europa, in Nordamerika kann man fast überall in einem Walde zwischen den Bäumen hindurchgehen, hier aber ist es nur in höchst seltenen Fällen möglich wegen des zahlreichen Unterholzes, unter welchem die Quila unstreitig das schlimmste ist. Dies ist eigentlich ein Gras, aber ein strauchartiges, ungemein verästeltes, mit immergrünen Blättern versehenes, welches oft bis 30 Fuss hoch in die Bäume rankt, und solide, elastische, sehr harte Stengel hat, die gar nicht zu zerbrechen sind. Sie gehört zu dem Südamerika eigenthümlichen Geschlecht Chusquea Kth., und kommen in Valdivia drei Arten vor: Ch. quila Kth., Ch. valdiviensis Desv., Ch. tenuiflora Ph. Die Stämme sämmtlicher Bäume sind nicht nur überreichlich mit Moosen, Lebermoosen, zahlreichen Arten Hymenophyllum, von denen H. pectinatum Can., sowie das ungetheilte H. cruentum Can. besonders zierlich ist, kleineren Farnen, wie Asplenium magellanicum, Aspl. trapezoideum, Grammitis repanda bedeckt, sondern auch mit phanerogamischen Schmarotzern und Schlingpflanzen. Besonders häufig sind hier die beiden Arten von Luzuriaga, L. scandens R. et P. und L. recta Kth., gleich reizend, wenn sie ihre weissen Sternblumen im Frühling entfalten, oder im Herbst mit ihren scharlachrothen, mehr als erbsengrossen Beeren prangen. In Chiloë benutzt man allgemein ihre drahtdicken, zwischen dem Moos an den Stämmen in die Höhe laufenden Würzelchen, um daraus Körbe und Stricke zu machen. . . . Nächst der Luzuriaga sind fast an allen Bäumen zwei Pflanzen aus der Familie der Gesneriaceen zu finden, beide mit prächtigen scharlachrothen Blumen, die niedrige, kriechende Sarmienta repens R. et P., und die Mitraria coccinea Cav., welche einen 2—3 Fuss hohen Strauch bildet. Unter den zahllosen Schlingpflanzen der Wälder Valdivia's werden unstreitig die Cornidia interregima und C. serrata, Saxifrageen, am dicksten. Es ist nicht selten, armsdicke Stämme derselben zu sehen, welche 40 Fuss hoch von den unteren Aesten herabzuhängen scheinen. So lange sie jung sind, liegen sie dicht an den Baumstämmen an, an welchen sie sich mit Luftwurzeln wie der Epheu befestigen; wenn sie aber älter werden, vertrocknen und verfaulen diese Wurzeln, und der Stamm der Liane trennt sich vom Baumstamme, um frei in der Luft zu schweben, getragen von seinen in der Krone des Baumes befindlichen Aesten. . . . Nächstdem ist Cissus striata besonders häufig, dessen biegsame Stämme vielfach anstatt der Seile dienen, wenn man die vorzüglicheren der Lardizabala biternata nicht haben kann. Zu den Schlingpflanzen, welche in den Wäldern um Puerto Montt ferner

häufig sind, gehören Aralia valdiviensis apud Gay, Boquila (Lardizabala) trifoliata, Ercilla volubilis Juss., welche bis Peru hin vorkommt, Echites



Fig. 254. Temperirter Regenwald auf Juan Fernandez. Nach Fr. Johow.

chilensis Dev. und ein oder zwei Arten Cynoctonum. Die schöne Lapageria rosea R. et P., unstreitig mit ihren rosenrothen, lilienartigen Glocken die

schönste Zierde der Wälder, und überaus häufig von Osorno bis Concepcion ist auch eine Schlingpflanze, deren zähe, drahtartige Stengel nicht wenig lästig sind, wenn man vom Pfade abbiegend in den Wald eindringen will. . . . Die häufigsten Waldbäume sind hier der Vauvan, Laurelia serrata Ph., der Coigne, auch wohl Roble genannt, Fagus Dombeyi, ein prachtvoller Baum, mit horizontal ausgebreiteten Aesten und kleinem, immergrünem Laube. Er liefert in dieser Gegend das dauerhafteste, der Feuchtigkeit am besten widerstrebende Bauholz, ist aber bei weitem nicht so häufig als weiter im Norden, wo man Riesenbäume sieht, deren ausgehöhlter Stamm Canoes liefert, in denen 7 bis 9 Personen Platz haben. Häufig ist der Canelo, Drimys chilensis D. C., der Tineo oder Tenui, Weinmannia trichosperma Cav., mit den zierlichen, gefiederten Blättern, die Tiaca, Caldcluvia paniculata Don., der Tique oder Palo muerto, Aegotoxicum punctatum P. et P., der Sahuco falco, Aralia laete-virens bei Gay, die Luma, Myrtus Luma Mob, mit sehr hartem, zähem Holz, ein Baum mittlerer Grösse, endlich von Nadelhölzern die Saxegothea conspicua Lindl., welche ich mit unserem Eibenbaum vergleichen möchte, was den Wuchs und die Blätter betrifft, und Podocarpus nubigena Lindl., welche fast genau die Nadeln unserer Weisstanne hat. . . . Der werthvolle Lingue, Persea Lingue, kommt hier noch nicht vor. Unterholz sind besonders Berberis Darwinii Hook. und B. buxifolia Lawk., Azarea lanceolata Hook., deren zahllose goldene Blüthen die Luft mit Wohlgeruch erfüllen, Cytharexylum cyanocarpum Hook., Eugenia apiculata und Eug. planipes, sowie Myrtus Uñi Mdl., endlich der Tepu, Tepualia stipularis Grieseb. Er bildet am Ufer von Bächen und sonstigen feuchten Stellen ein vollkommen undurchdringliches Buschwerk, sog. Tepuales."[1])

Die Insel Masatierra, die grösste des Juan Fernandez-Archipels, besitzt, obwohl ungefähr in der Breite von Santiago in Chile gelegen (ca. 36° S. B.), ein viel regenreicheres Klima und ist zum Theil von Regenwäldern bedeckt, die, entsprechend ihrer insularen Natur, weniger formenreich sind als diejenigen des Continents (Figur 254). Drei Bäume bilden sie hauptsächlich, von welchen die Myrtacee Myrceugenia fernandeziana die erste Stelle einnimmt, ein bis 25 m Höhe und 80 cm Stammdicke erreichender Baum mit dichter, schirmförmiger Krone und mittelgrossen, pergamentartigen Blättern; die zweite Stelle nach der Zahl der Individuen, aber die erste nach den Dimensionen, nimmt Xanthoxylum Mayu ein, ein 30 m hoch werdender Baum mit gefiederten, lederartigen Blättern; diesen beiden Arten tritt stets noch eine endemische Varietät der Drimys Winteri hinzu (var. confertifolia), welche, nur etwa 10 m hoch werdend, einen überaus dicken, massiven Stamm besitzt und ihre lorbeerartigen Blätter, ähnlich wie die meisten endemischen Pflanzen des Archipels, am Gipfel der Achsen angehäuft zeigt. Diesen vorherrschenden Bäumen treten untergeordnet andere hinzu, wie Psychotria pyrifolia (Fig. 255), Boehmeria excelsa, Sophora tetraptera, die ebenfalls nur 10 m hoch werden und wie die vorhergehenden, saftloses Laub besitzen. Auffallende Nebenbestandtheile des Waldes sind ferner die endemische, in kleinen Gruppen wachsende Juania australis und einige massivstämmige Baumfarne (Dicksonia berteroana, Thyrsopteris elegans). Von dem ehemals häufigen Santalum

[1]) Mit Abkürzungen. Philippi l. c. S. 266—268.

fernandezianum ist nur ein einziges lebendes Exemplar noch bekannt. Die Holzlianen fehlen auf Masatierra gänzlich, denn die stellenweise massenhafte und anscheinend wilde Lardizabala biternata scheint vom Festlande herzurühren; immerhin zeigt das üppige Gedeihen dieser Form, wie das Vorkommen einer



Fig. 255. Aus dem temperirten Regenwalde auf Juan Fernandez: Psychotria pyrifolia. Nach Fr. Johow.

holzigen Convolvulaceenliane auf Masatierra, dass die insulare Lage und nicht das Klima die Ursache des Fehlens von Holzlianen ist. Sodann sind im Walde von Masatierra zwei stattliche wurzelkletternde Farne vorhanden, Nephrolepis altescandens und Lomaria attenuata. Sehr reichlich sind die

Epiphyten vorhanden, namentlich unter den Farnen (Hymenophyllaceen, Polypodiaceen etc.). Von phanerogamischen Epiphyten ist nur eine, allerdings baumartige Art vorhanden, die Composite Rhetinodendron Berterii, ein Baumwürger nach Art der Clusien und Feigen. Doch ist dieselbe nicht ein ausschliesslicher Epiphyt und viele Baum- und Straucharten, die sonst als Bodenpflanzen wachsen, treten an besonders feuchten Standorten als accidentelle Epiphyten auf.

Die Bodenvegetation ist ganz vornehmlich von Farnen und Zellenkryptogamen gebildet; Phanerogamen, nur in etwa einem Dutzend Arten vertreten, spielen in derselben nur eine unwesentliche Rolle.



Fig. 256. Prosopis alba Griseb. Ein Baum des argentinischen Dornwaldes (Espinal-Formation). $^1/_2$ nat. Gr. Nach Hieronymus.

Trotz der grossen Regenmenge ist auch hier die Träufelspitze nirgends ausgebildet. Auch fehlen andere Merkmale des tropischen Regenwaldes, wie Plankengerüste, Cauliflorie, Wasserkelche etc.

2. Die xerophilen Gehölzformationen der warmen temperirten Gürtel.

Wie in den Tropen, können die xerophilen Gehölze der warmen Gürtel der temperirten Zonen, soweit sie das S. 498 gekennzeichnete tropenähnliche Klima besitzen, auf die beiden Typen des Sa-

vannenwalds und des Dornwalds zurückgeführt werden. Auch hier schliesst sich der erstere den Grasflurformationen nahe an und geht oft in dieselben über, während der Dornwald, mit den für die Grasflur ungünstigen Bedingungen unregelmässiger, durch Trockenzeiten unterbrochener Niederschläge vorlieb nimmt und durch zunehmende klimatische Trockenheit in Dorngesträuch, schliesslich in die offenen Formationen der Wüste übergeht.

§ 1. **Dorngehölze.** Dorngehölze zeigen sich als edaphische Formationen in Regenwald- und namentlich in Grasflurgebieten auf sehr durchlässigem, trockenem, sandigem Boden, sie nehmen aber auch als



Fig. 257. Flora des argentinischen Dorwaldes (Espinalformation). Gourliea decorticans Gill. Nach Taubert in: Natürliche Pflanzenfamilien.

klimatische Formationen ausgedehnte Areale ein, namentlich im Inneren Argentiniens, westlich von den Pampas, wo sie, nach Lorentz, die verschiedensten Bodenarten bewachsen: Pampaslehm, Geröll- und Sanddünen, Granit und Kalk. Die ausgedehnten Dorngehölze Argentiniens, Hieronymus' Espinalformation, verdienen nur streckenweise, namentlich im östlichen Theile, die Bezeichnung Wälder; nach Westen hin werden sie gebüsch- und gesträuchartig und gehen gegen Westen und Süden hin allmählich in Wüstenformationen über. Die Bäume sind sehr verschiedenartig, jedoch mit wenigen Ausnahmen (z. B. Aspidosperma Quebracho) durch krüppelhaften Wuchs, struppige Verästelung, lichte Kronen und reiche Dornbildung charakterisirt. Aehnliche Eigenschaften wiederholen

sich bei den Sträuchern. Leguminosen sind unter ihnen viel vertreten, in erster Linie Arten von Prosopis (Fig. 256), Acacia, Mimosa, weniger Gourliea decorticans, der „Chañar"-Baum, nach welchem Grisebach die ganze Formation bezeichnete[1]) (Fig. 257). Auch das schon erwähnte Aspidosperma Quebracho, Celtis-Arten, Anacardiaceen (Fig. 258), Zygophyllaceen sind häufig. Wie in den Dorngehölzen der Tropen sind auch hier Fiederblätter (Leguminosen, Zygophyllaceen, Anacardiaceen) vorherrschend. Aphyllen sind unter den Sträuchern verbreitet. Reichthum an ätherischen Oelen ist vielen Arten, namentlich Terebinthinen eigen.



Fig. 258. Aus dem argentinischen Dornwalde (Espinalformation: Schinopsis Lorentzii [Griseb] engl., eine baumartige Anacardiacee). $^1/_2$ nat. Gr. Nach Engler in: Nat. Pflanzenfamilien.

Eine Fülle von meist krautigen Schlingpflanzen (Bignoniaceen, Asclepiadaceen, Convolvulaceen, Cucurbitaceen), viele Opuntien, in den mehr wüstenartigen Gebieten auch säulenhohe Cereus-Arten, ausgesprochen xerophile, grosse Tillandsien nebst bunten Loranthaceen auf den Baumästen und eine ganz dürftige, aus dem vorwiegend nackten harten Boden entspringende Vegetation aus einzelnen harten Gräsern und kleinblätterigen Compositen vervollständigen das Bild eines noch ganz tropenähnlichen Dornwaldes.[2])

Aehnliche Dorngebüsche sollen am mexikanischen Meerbusen auftreten und scheinen auch in Südafrika ausgebildet zu sein.

§ 2. **Savannenwälder.** Ein wesentlich anderes weit freundlicheres Bild als die Dornwälder bieten die Savannenwälder, welche in Argentinien z. B. in der Provinz Tucuman, ausserdem wohl auch im Nord-

[1]) Lorentz bezeichnet die Formation als Monte, d. h. Wald.

[2]) Vgl. über diese Wälder: Lorentz l. c. S. 20 u. f., Tschudi l. c. S. 14.

Osten, auftreten. In Tucuman gehören zu denselben die Cebilwälder, die beinahe ausschliesslich von Acacia Cebil gebildet sind; untergeordnet tritt höchstens noch Caesalpinia melanocarpa auf. Der Boden ist von einem aus schmalblätterigen Arten gebildeten Grasteppich überzogen, in dessen Lücken verschiedene dicotyle Stauden, namentlich Solidago-Arten und Plantago scandens nebst einigen Sträuchern sich angesiedelt haben.



Fig. 259. Eucalyptus globulus. $^2/_5$ nat. Gr. Nach einer Photographie.

Die ausgedehntesten und eigenartigsten aller Savannenwälder sind die Eucalyptus-Wälder, die die Küstengebiete Australiens von Süd-Australien bis Queensland zum grossen Theile bedecken und auch in Tasmanien vorkommen. Diese Wälder weichen in einiger Hinsicht von gewöhnlichen Savannenwäldern ab, z. B. häufig, aber nicht immer, durch die grössere Höhe der Bäume, ferner durch das immergrüne Laub, jedoch nicht in wesentlichen Merkmalen z. B. dem reichen Graswuchs zwischen den in ganz lockerem Bestand sich erhebenden Stämmen, bei fehlendem oder ganz zurücktretendem Unterholz. Wie andere Savannenwälder geht auch der Eucalyptus-Wald allmählich in Savanne über (Fig. 260—262).

Eine der charakteristischsten Eigenthümlichkeiten der Eucalypten (Fig. 259) wurde bereits von R. Brown meisterlich geschildert. Er erwähnt, dass „ihre Blätter, oder diejenigen Theile, welche Blattfunction verrichten, den Rand gegen den Zweig richten, wodurch also beide Oberflächen dasselbe Verhältniss zum Lichte erhalten; diese Einrichtung, welche bei den Acacien durchweg stattfindet, ist hier Folge der vertikalen Erweiterung des blattförmigen Blattstiels, während sie bei Eucalyptus, wo sie zwar sehr allgemein, aber nicht ohne Ausnahme eintritt, von einer Drehung des Blattstiels abhängt."[1]) In Folge



Fig. 261. Blick auf den Eucalyptus-Wald in den Blue Mountains, Neu-Süd-Wales. Nach einer Photographie.

der erwähnten Drehung der Blattstiele wirft die Krone der Eucalypten nur einen schwachen Schatten. Der Zusammenhang zwischen solcher Lage der Blätter und den klimatischen Bedingungen ist einleuchtend und fehlt bei den Eucalypten — wie auch bei den australischen Phyllodien-Acacien — den jungen Pflanzen, deren Blätter vielmehr ihre von den älteren auch abweichend gestalteten Spreiten senkrecht zum stärksten diffusen Lichte stellen. Die Blätter der Eucalypten sind auch

[1]) l. c. S. 122.

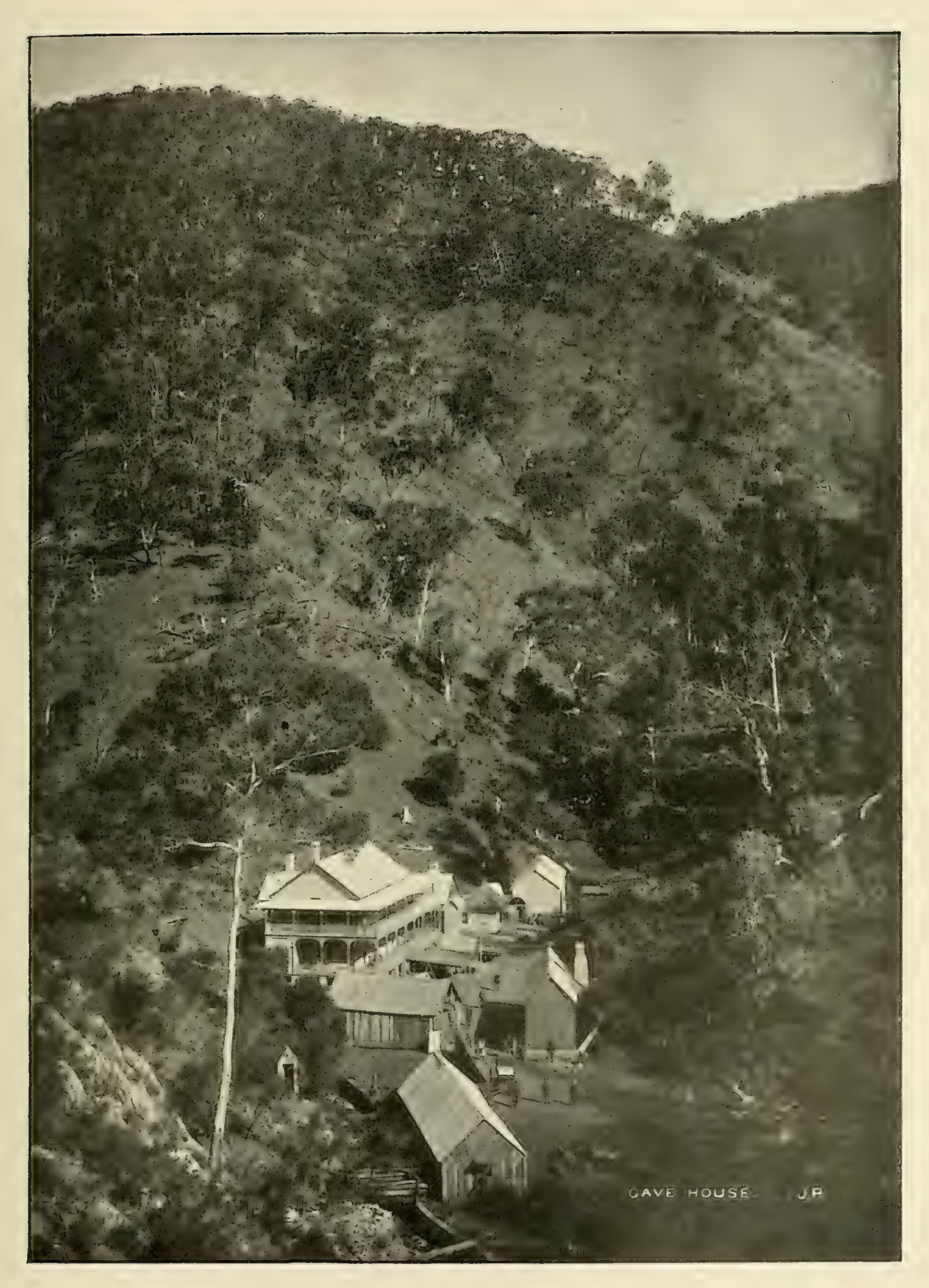


Fig. 260. Eucalyptus-Wald und Savanne in den Blue Mountains, New-Süd-Wales.
Nach einer Photographie.

in ihrer Structur ausgesprochen xerophil und mit dicker Cuticula, eingesenkten Spaltöffnungen und Wachsüberzug versehen.

Behr entwirft von den Eucalyptuswäldern des südaustralischen Gebirgslandes folgende in ihren Hauptzügen für die Formation überhaupt geltende Schilderung:

„Ein in der Regel ziemlich dichter Wiesenteppich, wozu sich in den meisten Fällen ein lichter, parkartiger Wald von riesigen Eucalypten gesellt, dessen Kronen sich jedoch nie untereinander berühren. Die glatten, der äusseren Rindenschicht beraubten Stämme



Fig. 262. Das Innere des Eucalyptus-Waldes in Queensland. Nach einer Photographie von Herrn Prof. Dr. Semon.

stehen in abgemessenen und oft sehr regelmässigen Entfernungen. . . . Wo der Boden magerer ist, treten hin und wieder Casuarinen auf, deren braungrüne Kronen im Frühjahr sonderbar mit dem saftigen Grün des Rasens contrastiren. Sie erreichen die Höhe von 20′, höchstens 30′ und stehen wie Zwerge neben den Eucalypten. Die gummiliefernden Acacien, A. retinodes und pycnantha, gehören ebenfalls zu dieser Vegetation. . . .“[1])

Schomburgk entwirft, ebenfalls für Süd-Australien, folgendes Bild des Eucalyptus-Waldes: „Das Waldland Süd-Australiens nimmt vornehmlich die

[1]) l. c. S. 546.

bergigen Bezirke ein und erstreckt sich auch längs der Basen der Gebirge. Die Wälder haben nicht den dichten Wuchs und die Baumhöhe anderer Gegenden, ihre Ausdehnung ist geringer und sie sind oft von Grasflächen unterbrochen. Ihr Unterholz ist offener und leichter zu durchdringen, Eucalypten sind die hauptsächlichen Waldbäume . . . namentlich sind: E. paniculata Sw., viminalis Labill, rostrata Schlecht, odorata Behr. häufige Arten.

„Die Waldbäume sind nicht gehäuft und die Zweige eines Baumes berühren selten diejenigen eines benachbarten. Die Abhänge sind zum grössten Theile ähnlich bewaldet, und die Bäume gehen oft bis zu den Gipfeln, während die übrigen Theile zur Hälfte oder zu Zweidritteln von Grasflächen bedeckt sind, mit welchen hier und da Gebüsche aus niederen Sträuchern und mit verzweigten Zwergbäumen abwechseln; oft sind jedoch die Abhänge ganz begrast, ohne einen einzigen Baum oder Strauch.

. . . Das ebene Tafelland ist im Allgemeinen von Gras bedeckt und entbehrt der Sträucher. Hier sieht man, zerstreut wachsend, die majestätischsten Eucalypten; solche Tafelländer sind mehr parkähnlich, da die Bäume in anscheinend abgemessenen Entfernungen von einander stehen, frei oder in kleinen Gruppen, wie von einem Kunstgärtner angepflanzt. Der Boden solchen Tafellandes ist im Allgemeinen sehr fruchtbar . . . Im Unterholz der Wälder sind vornehmlich folgende Gattungen vertreten: Correa (Rutac.), Alyxia (Apocyn.), Prostanthera (Labiat.), Grevillea (Proteac.), Hakea (id.), Isopogon (id.), Exocarpus (Santal.), Acacia, Banksia (Thymel.), Cassia (Caesalpin.), Calytrix (Myrtac.), Pomaderris (Rhamnac.), Leucopogon (Epacrid.), Leptospermum (Myrtac.), Daviesia (Papilion.), Dillwynia (id.), Eutaxia (id.), Platylobium (id.), Pultenaea (id.) und strauchartige Eucalypten." [1]).

3. Die Grasflurformationen der warmtemperirten Gürtel.

§ 1. **Verbreitung.** Die Grasflurformationen der warmen Gürtel der temperirten Zonen sind den tropischen oft ähnlich und stellen dann Savannen mit freistehenden meist kleinen Bäumen und Sträuchern dar; so hohe Baumgestalten, wie in manchen tropischen Savannen kommen nicht vor. In anderen Fällen stellen die Grasfluren echte baumlose Steppen dar.

Die Grasfluren haben im nördlichen warmtemperirten Gürtel geringe Ausdehnung. Sie sind meist sehr trocken und eher als Halbwüsten zu bezeichnen. In Neu-Mexiko und Texas sind dürre Savannen sehr ausgedehnt; charakteristisch ist für sie in erster Linie der Mezquite, Prosopis juliflora, der je nach Klima und Boden, bald als kleiner Baum (Fig. 263), bald als Strauch zerstreut in der Savanne wächst oder auch zu lockeren Savannenwäldern zusammentritt. Mit ihm zusammen

[1]) l. c. S. 7—8. Die Familiennamen habe ich hinzugefügt, ebenso die Orthographie einiger Namen geändert.

wächst oft der Riesencactus, Cereus giganteus. Die sogenannten Steppen Spaniens dürften wohl eher zu den Wüsten und Halbwüsten zu rechnen sein.

Im Gegensatz zur nordtemperirten, ist die südtemperirte Zone in ihrem warmen Gürtel reich an Grasfluren. Namentlich sind solche in den südöstlichen Theilen der australen Continente sehr ausgedehnt.

Alle diese Grasflurgebiete dürften, ihrer floristischen Zusammensetzung nach, in allen wesentlichen Punkten genügsam bekannt sein.



Fig. 263. Prosopis juliflora D. C., der „Mezquite". Texas, am unteren Rio Grande. Nach einer Photographie des Herrn C. G. Pringle. (Mitgeth. von Herrn Prof. Sargent.)

Aber wie sich die Bestandtheile den klimatischen Bedingungen gegenüber verhalten, in welcher Weise ihre Abhängigkeit von diesen in ihren Formen aufgeprägt ist, wie sich die verschiedenen Glieder der Gemeinschaft gegenseitig beeinflussen, welcher Antheil den zahllosen pflanzenfressenden und samenschleppenden Säugethieren und Vögeln, den bestäubenden Insekten, den wühlenden Thierchen aller Art an der Gestaltung und Verbreitung der einzelnen Formen zukommt, das alles harrt noch der Forschung. In den meisten Fällen liegen keine an

Ort und Stelle gemachten Beobachtungen vor, sondern die ganze Naturkunde der Grasflur ist wesentlich auf die Specimina der Hebarien und die darauf gegründeten Verzeichnisse beschränkt.

§ 2. **Südafrikanische Grasfluren.** Thode giebt folgende anschauliche Schilderung der Savanne in Britisch-Kaffrarien:

„Die Monate Mai bis Juli bezeichnen die trockenste Jahreszeit und sind daher auch die blüthenärmsten [1]): wolkenlos wölbt sich über der winterlich dürren Landschaft der Himmel, klar und durchsichtig lässt die reine, trockene Luft die Umrisse entfernter Gegenstände, die tiefe Bläue des Oceans aufs schärfste hervortreten. Dann zeigen die ausgedehnten Grasflächen ein fahles, einförmiges Aussehen, die Sträucher und Bäume mit periodischer Belaubung verlieren ihre Blätter, nur die saftreichen Crassulaceen und dornengewehrten Celastrineensträucher, die kletternden Senecionen und Asparagus-Arten machen sich durch zahlreiche weisse oder gelbe Blüthen bemerkbar. Kaum sind jedoch im Frühjahr die ersten Niederschläge gefallen, so beginnt der missfarbige Grasrasen mit wunderbarer Schnelligkeit zu grünen, Orchideen (Habenaria), Zwiebelgewächse und Stauden der verschiedensten Familien entspringen dem durchfeuchteten Boden . . .“

Die gesellig wachsenden Gramineen (vorzüglich Arten von Danthonia, Panicum und Eragrostis) „erreichen weder die Höhe tropischer Savannengräser, noch die Weichheit ihrer die Wiesen Mitteleuropas bildenden Verwandten“. . . „Der bunte Blumenteppich, in welchem indessen doch die gelben und weissen Farben vorherrschen, gewährt, an die Physiognomie der Prärieen Nord-Amerikas erinnernd, einen erfreulichen Anblick, der nur in der trockenen Periode für einige Wochen vermisst wird. Die verschiedensten Familien sind hier vertreten und nach der Jahreszeit einem gewissen Wechsel unterworfen. So können für den Frühling die Zwiebelgewächse (besonders Liliaceen und Irideen) und Orchideen (Disa cornuta, Satyrium), für den Sommer die Scrophularineen (Cycnium, Graderia) und Asclepiadeen (Gomphocarpus), sowie unter den Compositen die Gnaphalieen (Leontonyx, Helichrysum), ja sogar eine gesellig wachsende Umbellifere (Peucedanum Cynorrhiza), für den Herbst die Malvaceen (Sida, Hibiscus), Oxalideen (Oxalis) und Campanulaceen (Lobelia, Wahlenbergia) als charakteristisch gelten, wogegen die Leguminosen und Compositen im Allgemeinen zu jeder Zeit die Hauptrolle spielen . . .

„Noch merkwürdiger aber als durch die niedrigen Bestandteile wird das Grasfeld durch die einzeln oder gruppenweise darüber vertheilten Holzgewächse, deren dunkele Belaubung gegen das hellere Grün oder fahle Strohgelb der Rasendecke lebhaft contrastirt; man könnte sie mit den Mezquite-Gebüschen der südlichen Prärieen vergleichen, insofern wie dort als charakteristisches Erzeugniss die Mimosenform bei weitem vorherrscht, während die übrigen Arten fast ausnahmslos als Flüchtlinge aus den Uferdickichten zu betrachten sind. Der gesellige Karroodorn (Acacia horrida), eine durch die ganze Kolonie verbreitete Akazie mit starren, elfenbeinweissen Dornen und gelben, wohlriechenden Blüthenköpfchen, erhebt sich hier wie in den

[1]) Diese Schlußfolgerung ist nicht richtig.

trockenen Flussbetten der Karroo zuweilen zu baumartigem Wuchse und gleicht dann mit seiner schirmförmig ausgebreiteten Krone den Pinien. Kein Gewächs ist für die Grasflächen bezeichnender als dieses: wohin es sich auch wenden mag, begegnet das Auge des Wanderers dem feinzertheilten Fiederblatte der Akazien. — Oft sind die nur wenig schattenden Laubkronen von Schlinggewächsen der Convolvulusform durchrankt oder von holzigen Parasiten (Loranthus Drègei) bedeckt . . . Auch andere Sträucher, wie die allgegenwärtige Grewia occidentalis aus der Familie der Tiliaceen, der periodisch seine Blätter abwerfende Büffeldorn (Zizyphus mucronata), einige Arten von Royena, eine



Fig. 264. Savanne im nördlichsten Natal. Nach einer Photographie.

stark aromatische Verbenacee (Lippia asperifolia) u. a. m. finden sich häufig in Gesellschaft der Dornbüsche.“ [1])

Nach Norden hin, mit der Annäherung an den Wendekreis, werden die Bäume der Savanne stattlicher, der Charakter derselben ganz entschieden tropisch (Fig. 264). Hingegen ist die westlich von Natal sich ausdehnende Hochebene der südafrikanischen Republiken beinahe reine Grasflur (Figur 265), ausser in der Nähe der Wasserläufe. In westlicher Richtung werden Zwergbäume und Sträucher häufiger (Vaalboschsteppe) (Figur 266), die Grasvegetation niedriger und dürrer, der Gesamtcharakter halbwüstenartig.

[1]) l. c. S. 597—599.

§ 3. **Die südamerikanischen Grasfluren.** Die Pampas der argentinischen Provinz Santa Fé werden von Lorentz folgendermaassen geschildert: „Die Vorstellungen, die wir in unserer Gegend von den Pampas einzusaugen gewöhnt sind, und in denen sie sich in unserer Phantasie als absolute Ebenen mit meeresgleichem Horizonte darstellen, in welchen auf Hunderte von Meilen nicht die geringste Erhöhung des Bodens zu bemerken ist, ist für die nördlichen Pampas unrichtig; mehr soll sie auf die Pampas im Norden der Provinz Buenos Aires passen. Das Terrain der erstgenannten ist flachwellig und wenn auch dem Auge die Erhöhungen und Vertiefungen nicht imponirend entgegentreten, so bemerkt man sie doch gleich an der verschiedenen Vegetation, und den Pampasbewohnern sind sie aus Tausenden praktischen Gründen von der höchsten Bedeutung. Vor Allem dem europäischen Einwanderer, der mehr sein Augenmerk auf Ackerbau als auf Viehzucht richtet . . . Die Ansiedelungen des Ackerbauers sind stellenweise an die Cañadas, die flachen Vertiefungen gebunden, in deren Grunde dann oft Lagunen Vieh und Menschen den nöthigen Wasserbedarf liefern, oder doch Wasser in geringerer Tiefe zu ersenken ist; wo schon die Natur durch einen dichten mehr mit Blättern untermischten weichen Rasen besonders günstige Vegetationsbedingungen andeutet und wo die Culturpflanzen einen reicheren und sicheren Wasserzufluss und in dem fetten, jungfräulichen, an löslichen mineralischen Nahrungsmitteln reichen Boden ein üppiges Gedeihen finden. In den dichteren Grasrasen mischen sich dann noch allerlei andere Pflanzen aus verschiedenen Familien; eine je nach dem Salzgehalte uud dem Feuchtigkeitszuflusse veränderliche Vegetation von Gewächsen, die oft mit fleischigen Blättern versehen und dem Boden anliegend, zuweilen auch dem Menschen eine gesunde und angenehme Nahrung darbieten (wie verschiedene Portulac-Arten), zuweilen sein Auge durch reichen Schmuck in brennendsten Farben prangender Blüthen erfreuen (Portulac-Arten, Verbenen, besonders die herrliche Scharlachverbene, Korbblüthler, Schmetterlingsblüthler, Euphorbien) und fast durchweg dem Vieh eine rasch fettmachende Nahrung gewähren.“

„Trockener sind die flachen Anschwellungen der unendlichen Pampa und ihre Vegetation trägt hauptsächlich jene Eigenthümlichkeiten an sich, die dem Europäer, besonders dem Deutschen, durch den Gegensatz zu seiner Heimath auffallen.“

„Nicht der schwellende, dichte, üppige Grasrasen ist es, von Blumen durchwebt, welcher unsere Wiesen schafft, sondern zerstreute dichte Büschel harter Gräser (vorwiegend Stipa- und Melica-Arten, die sich inselartig über den gelbbraunen Lehmboden erheben. Wo die Formation am ausgeprägtesten ist, befindet sich zwischen diesen isolirten Grasbüscheln nackter Lehmboden, oft ausgewaschen und durch Regen fortgeführt, so dass die einzelnen Grasbüschel auf wirklichen Erhöhungen aufsitzen; oft aber auch, besonders in der günstigen Jahreszeit, ist er mit allerlei zarteren Gräsern und Stauden bedeckt, wenigen Arten, aber zum Theil mit prächtigen Farben. Zwischen die wenigen Grasarten der oben erwähnten Gattungen, welche ohne Zweifel den Hauptton in der Grasvegetation angeben, mischen sich noch eine Anzahl anderer . . . Für das Auge stellen diese Gräser eine geschlossene Grasdecke dar und



Fig. 265. Die Grassteppe in Transvaal: Amajuba Hill. Nach einer Photographie.

die Pampa bietet den Anblick grosser Rasenfluren von sehr verschiedener Färbung je nach den Jahreszeiten: Kohlschwarz im Frühjahre, wenn die alten Grasreste weggebrannt sind; lebhaft blaugrün, wenn die jungen Blätter hervorkommen; später braungrün, die Farbe des erwachsenen Grases; endlich — zur Blüthezeit — wenn die silberweissen Blüthenähren die Rasen überragen, gewährt sie auf weiten Strecken den Anblick eines wallenden, wogenden Meeres von flüssigem Silber . . .

Die Pflanzenfamilie, die nach den Gramineen durch die größte Anzahl Individuen in den Pampas vertreten ist, ist die der Compositen; meist struppige Halbsträucher mit unansehnlichen Blüthen, nur eine lebhaft gelbe Solidago leuchtet aus den anderen hervor.

Sonst sind es hauptsächlich Verbenen, Portulac-Arten, Malven und einige Schmetterlingsblüthler, die den ärmlichen Blüthenschmuck der Pampa bilden . . . Schilfgräser und eine hohe Mannstreu (Eryngium) wachsen häufig am Rande von Gewässern.“[1])

§ 4. **Die australischen Grasfluren.** Von den ausgedehnten Savannen und Steppen des Inneren von New-South-Wales (Fig. 267) und Victoria liegen Schilderungen nicht vor. Die vielfach von niederen Hartlaubgehölzen (Scrub) und von Wüsten unterbrochenen, in ihren mehr fertilen Theilen meist in Getreidefelder umgewandelten Grasfluren Süd-Australiens werden von Schomburgk folgendermaassen beschrieben: „Das sogenannte Grasland[2]) nimmt den grösseren Theil der Oberfläche Süd-Australiens ein und besteht aus endlosen welligen Ebenen, die sich von der Küste nach Norden und Osten ausdehnen. Längs der Küste und Hunderte von Meilen im Inneren sind die Grasebenen grösstentheils verschwunden und bilden nur landwirthschaftliche Bezirke, wo das beste aller bekannten Getreide gezogen wird; der Boden ist bald von bester, bald von mässig guter Qualität.“

Die Ebenen des Innern sind zum grössten Theil wüstenartig und ihr Boden oft sehr salzreich. „Die Ebenen in der Nähe der Küste haben anderen Charakter, ihr Boden ist meist fruchtbar . . . Die Gräser gehören mehr nahrhaften Arten an als im Innern, nämlich: Poa, Panicum, Festuca, Agrostis, Aira, Andropogon, Cynodon, Stipa, Pennisetum, Bromus, Eriachne, Anthistiria, Hordeum etc. Hier erscheinen auch zahlreiche niedrige Sträucher, wie Bursera uud Grevillea, sowie kleine, starkverzweigte Bäume von „Peppermint“ (Eucalyptus odorata), Myoporum, Pittosporum, Casuarina und Acacia, die bald einzeln wachsen, theils zu Hainen ohne Unterholz, ähnlich Oasen in der Wüste, vereint sind.[3]) Die Ufer der Flüsse und ihrer Mündungen sind von majestätischen Eukalypten, oft riesenhafter Dimensionen, und von Sträuchern eingefasst. Diese Ufervegetation stellt gleichsam grüne Bänder dar . . . Das Grasland, thatsächlich die ganze Oberflächenbildung der Ebenen, hat grosse

[1]) Lorentz, S. 17—19.

[2]) Schomburgk rechnet zu demselben auch die Wüste.

[3]) Kleine Savannenwälder, offenbar in feuchten Depressionen, ähnlich wie in den Campos Brasilien's.



Fig. 266. Südafrikanische Grasflur: Partie aus dem Buschfeld im mittleren Transvaal zwischen den Magalisbergen und den Waterbergen. Dornbüsche, vorw. Acacia horrida. Nach einer Photographie von Herrn Dr. Ad. Schenck.



Fig. 267. Grasbaumsavanne (Xanthorrhoea) am Sweed River, Neu-Süd-Wales. Nach einer Photographie.

Aehnlichkeit mit den Savannen von Britisch-Guiana — natürlich bei grossem Unterschied beider Floren; die Savannen haben meistens ebenfalls den welligen Boden, die zerstreuten reich verzweigten Bäume, die Oasen, die Baumgürtel längs der Wasserläufe, und die Gräser und Kräuterdecke zeigt, während der Trockenzeit, das gleiche vertrocknete vergilbte Aussehen. Nach Beginn der Regenzeit kommt das gleiche zauberartige Erscheinen von Gräsern und Kräutern zum Vorschein."

„Die Regenzeit beginnt gewöhnlich im Mai und hat auf die Kräuterdecke der Ebene eine zauberartige Wirkung; einige starke Regenschauer wandeln die strohähnliche Decke in einen schönen grünen Teppich um."

„Die Schnelligkeit, mit welcher namentlich die einjährigen Gräser aufgehen, ist so gross, dass die Ebene nach wenigen Tagen in einem saftigen Grün erscheint, welches sonst nur in nördlichen Zonen gesehen wird. Gleichzeitig mit dem Gras kommen viele Blüthen zum Vorschein, die gelben von Ranunculus lappaceus Sm., rivularis Banks; Oxalis cognata Steud.; Hypoxis glabella R. Br., die weissen von Drosera rosulata Lehm; die blauen von Wahlenbergia gracilis Dec.; Anguillaria biglandulosa R. Br.; Stackhousia obtusa Lindl. Jede Woche fügt neue Farben hinzu: Die scharlachrothen Blüthen von Kennedya prostrata, die violetten von Swainsonia procumbens F. Muell., die zarten Blüthen des an trockenen Grashalmen emporkletternden oder niederes Gesträuch überziehenden Thysanotus Patersoni. Die Blüthen der freistehenden und der in Haine vereinigten Bäume glänzen bald in gelbem Kleid. Loranthus Exocarpi Behr. und Miqueli Lehm., welche auf Casuarina und Eucalyptus odorata schmarotzen, hängen bedeckt von rothen Blüthen, frei in die Luft. Die kleinen Sträucher von Bursera spinosa sind von weissen Blüthchen besäet, mitten unter roth blühenden strauchigen Grevillea-Arten; Compositenblüthen sind überall in den verschiedensten Farben sichtbar . . . Gegen Ende November wird die Zahl der blühenden Pflanzen bereits viel kleiner, die einjährigen Gräser und andere krautige Gewächse vertrocknen und verschwinden, das Grasland gleicht im Januar einem reifen, dürren Kornfeld und nur wenige vereinzelte Sträucher und Kräuter, wie Convolvulus erubescens, Lobelia gibbosa Labill., mit fleischigen Stielen und Blättern, Mesembryanthemum australe Soland. In einigen Gegenden erscheint diese Periode früher oder auch später. Die Samen der einjährigen Gewächse sind gefallen, die Stauden sind in Schlaf versunken, um bei Beginn der nächsten Regenzeit zu neuem Leben zu erwachen, und die Ebenen haben während des Sommers ein düsteres, vertrocknetes Aussehen." [1])

---

[1]) l. c. S. 11—12.

Auswahl der Literatur.

1. Die subtropischen und die temperirten Regenwälder.

Diels, L. Vegetations-Biologie von Neu-Seeland. Engler's Botan. Jahrb. Bd. XXII. 1896.

Hochstetter, F. v. Neu-Seeland. Zwei Bände.

Jhering, H. v. Zur Kenntniss der Vegetation der südbrasilianischen Subregion. Ausland. Bd. LX. 1887. S. 801.

Johow, F. Estudios sobre la flora de las islas de Juan Fernandez. Santiago 1896.

Krone. Bilder aus Australien. Isis 1877.

Lorentz, P. G. Vegetationsverhältnisse der argentinischen Republik. Buenos-Aires 1876.

Mayr, H. I. Die Waldungen von Nordamerika. München 1890.

— II. Aus den Waldungen Japans. München 1891.

Philippi, R. A. Botanische Reise nach der Provinz Valdivia. Botanische Zeitung. Bd. XVI. 1858.

Rein, J. J. Japan nach Reisen und Studien. Bd. I. Leipzig 1881.

Sargent. Die Wälder von Nordamerika. (Auszug.) Petermann's Mitteilungen 1886.

Tenison-Woods. On the forests of Tasmania. Nature. Bd. XXI. S. 573.

2. Die xerophilen Gehölzformationen.

Behr, H. Ueber die Verhältnisse der südaustralischen Flora im Allgemeinen. Linnaea. 1847. S. 543.

Brown, R. Bemerkungen über die Flora Australiens. Vermischte Schriften. Bd. I.

Hieronymus, G. Ueber die klimatischen Verhältnisse der südlichen Theile von Süd-Amerika und ihre Flora. Jahresber. der schlesischen Gesellschaft für vaterl. Cultur. 1884. S. 306.

Lorentz, P. G. I. Vegetationsverhältnisse der argentinischen Republik. Buenos-Aires. 1876.

— II. La Vegetation del Nordeste de la provincia de Entre-Rios. Buenos-Aires 1878.

Schomburgk, R. The flora of Southaustralia. Adelaide 1875.

Tchudi, J. J. v. Reisen durch Südamerika. Bd. IV. (Südbrasilien, Argentinien.) Leipzig 1868.

3. Die Grasflurformationen.

Bolus, H. Grundzüge der Flora von Südafrika. Aus dem Englischen von O. Kersten. Leipzig 1888.

Hieronymus s. u. 2.

Kurtz, F. Dos viajes botanicos al Rio Salado superior. Bolet. de la Academia nac. de Cordoba. T. XIII. 1893.

Lorentz s. u. 2.

Marloth, R. Das südöstliche Kalahari-Gebiet. Engler's Botan. Jahrb. Bd. VIII. 1887. Beiblatt No. 18.

Niederlein. I. Südöstliche Pampa bis Rio Salado. Zeitschr. der Gesellschaft für Erdkunde. Bd. XVI und XVIII.

— II. Einige wissenschaftliche Resultate einer Reise in die südöstliche Pampa bis zum Rio Salado. Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde. Bd. XVIII. 1883.

Schomburgk s. u. 2.

Scott Elliot, G. F. Notes on the regional distribution of the Cape Flora. Transactions of the botanical Society. Vol. XVIII. Edinburgh 1891.

Thode, J. Die Küstenvegetation von British-Kaffrarien und ihr Verhältniss zu den Nachbarfloren. Engler's Botan. Jahrb. Bd. XII. 1890. S. 589.

— Die botanischen Höhenregionen Natal's. Engler's Botan. Jahrb. Bd. XVIII. 1894. Beibl. No. 43.

V. Die winterfeuchten Gebiete der warmtemperirten Gürtel.

§ 1. Die Hartlaubgehölze im Allgemeinen. Verbreitung und ökologischer Charakter der Formationen. Blattstructur. Nebenbestandteile. Existenzbedingungen. — § 2. Die Hartlaubgehölze der Mittelmeerländer. Maquis. Physiognomie. Systematische Zusammensetzung. Charakter-Gewächse. — § 3. Die kapländischen Hartlaubgehölze. Niedrige Gebüsche. Seltenheit der Bäume. Vorwiegen kleiner linealischer Blätter. — § 4. Süd- und westaustralische Hartlaubgehölze. Oekologische Aehnlichkeit mit anderen Hartlaubgehölzen. Vorherrschen schmal elliptischer Blätter. Der südwestliche „Scrub" nach Schomburgk und nach Behr. — § 5. Die kalifornischen Hartlaubgehölze. Oekologischer und systematischer Charakter. Gesträuche. Hochwalder von Sequoia sempervirens. Die „Chaparrals". — § 6. Die chilenischen Hartlaubgehölze. Oekologie und systematische Bestandtheile.

§ 1. **Die Hartlaubgehölze im Allgemeinen.** Während die im Vorhergehenden besprochenen Gebiete in dem Zusammenfallen der Regenzeit mit hohen Temperaturen klimatisch den Tropen ähnlich sind und dementsprechend eine tropenähnliche Vegetation besitzen, hört die Aehnlichkeit in den Strecken vollkommen auf, wo die Niederschläge mit den niederen Temperaturen zusammenfallen, während die warmen Jahreszeiten ganz oder nahezu regenlos sind. Dem scharfen Unterschied der klimatischen Bedingungen entspricht hier ein völlig verändertes Vegetationsbild, welches eines Analogon zwischen den Wendekreisen durchaus entbehrt. Die mildtemperirten Gebiete mit Winterregen und langer Sommerdürre sind die Heimath der immergrünen xerophilen Holzpflanzen, die wir wegen der Härte ihrer dicken, lederartigen Blätter als Sklerophyllen oder Hartlaubhölzer bezeichnet haben.

Die in diese Gruppe gehörigen klimatischen Gebiete sind die Küstenländer des Mittelmeeres, die Südwestecke Afrika's, Südwestaustralien und der grössere Theil von Südaustralien, das mittlere Chile und der grössere Theil des Küstenlands von Californien. In allen diesen

weit von einander entfernten Ländern, trägt die Vegetation, trotz aller tiefgreifenden Unterschiede der floristischen Zusammensetzung, wesentlich das gleiche Gepräge. Sie ist von den Sklerophyllen und, in untergeordneter Weise aber regelmässig, von Knollen- und Zwiebelpflanzen beherrscht. Formationen immergrüner xerophiler Laubhölzer zeigen sich, ausserhalb der erwähnten Gebiete, beinahe nur im Bereich des Höhenklimas. So bilden sie z. B., wie in einem spätern Kapitel gezeigt werden soll, auf den Berggipfeln des malayischen Archipels ausgedehnte Gebüsche. Wesentlich abweichende anatomische Anpassungen der Blätter zeichnen jedoch diese Gewäche vor den Hartlaub-



Fig. 268. Oelbäume bei Nizza. Nach einer Photographie.

gehölzen der winterfeuchten temperirten Niederungen aus. Hingegen können edaphische Einflüsse das Colonisiren benachbarter Gebiete von abweichendem Klima durch die Hartlaubgehölze bedingen. So treten sie in den Savannengebieten des östlichen Kaplands als Bekleidung sandiger Dünen auf. Ausserdem haben sich vereinzelte Arten neuen klimatischen Bedingungen angepasst und treten als Nebenbestandtheile in den klimatischen Formationen anderer Gebiete auf, wie Lorbeer und Buchs. Es handelt sich jedoch in solchen Fällen um untergeordnete Erscheinungen, ausser in Australien, wo die Hartlaubgehölze eine sehr grosse Verbreitung haben. Viele Erscheinungen machen es wahrscheinlich, dass das winterfeuchte und sommertrockene Westaustralien, wo die



Fig. 269. Californische Hartlaubflora: Quercus chrysolepis bei East San Gabriel. Nach einer Photographie.

Hartlaubflora bei weitem ihren grössten Reichthum zeigt, der Heerd ist, aus welchem dieselbe andere Gebiete Australiens colonisirt hat.

Innerhalb der Hartlaubgebiete zeigen sich an zwei Stellen Grasfluren, nämlich im Sacramento-Thal in Californien und in einem Theil Süd-Australiens. Hohe Temperaturen erlauben hier die Entwickelung der Gräser während des Winters, ausserdem dürften edaphische Einflüsse dieselben begünstigen. Der Boden ist, wie die Getreide-Culturen zeigen, für das Gedeihen der Gräser in ganz hervorragender Weise geeignet.



Fig. 270. Kapländische Hartlaubflora: Proteaceenvegetation auf dem Tafelberg. Nach einer Photographie.

Die Hartlaubhölzer der winterfeuchten Gebiete sind, da wo der Mensch die ursprünglichen Verhältnisse nicht zerstört hat, stets zu zusammenhängenden und dichten Gehölzen vereinigt, welche in der Mehrzahl der Fälle vorwiegend oder ausschliesslich aus Sträuchern bestehen, stellenweise aber echte, wenn auch nur niedere bis mittelhohe Wälder bilden.

Die Bäume sind meist niedrig, ihr Stamm ist gewöhnlich massiv, ihre Aeste sind knorrig. Die Blätter sind (Fig. 271—278) höchstens mittelgross, etwa von der Grösse von Lorbeer- oder von Oleanderblättern, meistens kleiner bis sehr klein; sie sind beinahe niemals zusammengesetzt, in der Regel schmal lanzettlich oder linealisch bis nadelförmig,

meist ganzrandig. Sie stellen sich gewöhnlich nicht mit ihrer breiten Fläche senkrecht zur Richtung des stärksten Lichtes, sondern pflegen dem letzteren durch schiefe oder gar durch parallele Stellung auszuweichen. Reiche lufthaltige Haarüberzüge gehen den Blättern ab oder sind auf die Unterseite beschränkt, dagegen sind Drüsenhaare auf beiden Blattseiten nicht selten. Auch bei Fehlen der Behaarung sind die Blätter



Fig. 271. Kapländische Hartlaubflora. Breites lorbeerähnliches Blatt von Olea capensis. Nat. Gr.

Fig. 272. Kapländische Hartlaubflora. Olinia acuminata L. K. (Oliniaceae). Nat. Gr.

relativ selten glänzend, sondern häufiger, auch bei glatter Oberfläche, vielleicht durch Harzausscheidungen, matt, oft bläulich. In histologischer Hinsicht ist das Laub charakterisirt durch Dickwandigkeit sämmtlicher auch der parenchymatischen Zellen, Reichthum an Sklerenchym, starke Ausbildung der Cuticula, Zurücktreten der Intercellularen; alle diese Eigenschaften zusammen verleihen ihm seine charakteristische, hart lederartige Beschaffenheit.

Knoblauch hat die Blätter der kapländischen Hartlaubgehölze näher untersucht. Dieselben gehören vorwiegend dem erikoiden Typus an. Dieselben besitzen auf einer Blattseite eine oder zwei Längsfurchen, in welchen die Spaltöffnungen sich ausschliesslich oder fast ausschliesslich befinden: Ericaceen, Verbenaceen, Rubiaceen, Rhamnaceen (Phylica), Thymelaeaceen, Rosaceen (Cliffortia falcata), Anacardiaceen (Rhus rosmarinifolia).

Im pinoiden Blatttypus ist das Chlorophyllgewebe centrisch gelegen. Derselbe zeigt sich bei verschiedenen Leguminosen, Bruniaceen, Diosmeen, Proteaceen, Polygalaceen, Thymelaeaceen, Ericaceen.

Die flachen Blätter treten in der Capflora zurück, namentlich solche grosser Dimensionen (Leucadendron argenteum. Protea macrophylla, Pr. coccinea). Ihre Epidermis besitzt stets sehr dicke Aussenwände.



Fig. 273. Kapländische Hartlaubflora. Grubbia stricta A. DC. (Grubbiaceae). Nat. Gr. Nach Hieronymus in: Nat. Pflanzenfam.

Vergleicht man die Sklerophyllen mit anderen xerophilen Holzpflanzen, so fällt, nächst dem immergrünen Laube, namentlich das Fehlen eines der gewöhnlichsten Schutzmittel gegen die Gefahr des Vertrocknens, dasjenige der Wasserspeicher, auf, welche sich weder im Laube, noch in den Wurzeln zeigen. Bereits wurde auf das gewöhnliche Fehlen schützender Haarbekleidung an der Blattoberseite sowie auf die Seltenheit der in anderen xerophilen Vereinen so häufigen Fiederblätter hingewiesen. Die bei anderen xerophilen Gewächsen ebenfalls häufige Dornbildung ist bei den Sklerophyllen beinahe unbekannt und die Laubknospen entbehren in der Mehrzahl der Fälle einer schützenden Schuppenhülle.

Wenn auch die Sklerophyllen die Vegetation in den durch sie charakterisirten Gebieten vollkommen beherrschen, so sind sie doch stets von Gewächsen abweichender Structur und Lebensweise begleitet. Unter diesen nehmen Zwiebel- und Knollenpflanzen einen hervorragenden Platz ein; man findet sie stets in nächster Nähe der Hartlaubgebüsche und meist in grösster Formenmannigfaltigkeit. Der Reichthum der Mediterranländer, des Caplandes, Chiles und Californiens an solchen Gewächsen ist allgemein bekannt und auch für Süd- und Westaustralien wird dieselbe betont. Nirgends in anderen Gebieten bilden sie einen so wesentlichen Bestandtheil der Vegetation. Zwischen den Sklerophyllen sieht man einzelne aphylle Holz-

gewächse, einige Succulenten, z. B. Cacteen in Amerika, Mesembryanthemum am Cap; doch sind diese Gewächse keineswegs formenreich und sind stets Colonisten aus anderen Gebieten namentlich aus den Wüsten. Die Holzlianen sind spärlich und sehr dünnstämmig; dagegen sind krautige Schlingpflanzen manchmal häufig. Sonstige Kräuter bieten ausser den schon erwähnten Succulenten, nichts charakteristisches. Moose und Flech-



Fig. 274. Californische Hartlaubflora: Umbellularia califocnica (Laurac). Nat. Gr. (Herb. Dudley.)

ten sind auf der Rinde der Bäume sehr spärlich oder fehlen ganz; höhere Epiphyten sind nie vorhanden, auch da, wo sie in benachbarten Gebieten mit ähnlichen oder niedrigeren Temperaturen vorkommen (Kapland, Chile).

Es wäre verfrüht, die eben erwähnten Eigenthümlichkeiten der Sklerophyllen und der von ihnen gebildeten Vereine, namentlich in Bezug auf ihre Unterschiede anderen Xerophyllen gegenüber,

auf Grund der vorhandenen klimatischen Daten deuten zu wollen. Da bleibt vielmehr für exakte physiologische Forschung ein weites Feld offen. Doch lässt sich der Nutzen der auffallendsten Eigenthümlichkeit der Sklerophyllen, das immergrüne Laub, schon jetzt mit Wahrscheinlichkeit nachweisen. Die Vegetation in den Hartlaubgebieten ist nämlich nur kurzen, aber häufigen und unregelmässigen Perioden des Stillstandes unterworfen, die theils durch Winterkälte, theils durch sommerliche Trockenheit bedingt sind; anderseits bieten nur kurze Perioden in Bezug auf Temperatur und Feuchtigkeit Optimalbedingungen. Vielmehr zeigen diese beiden wichtigsten klimatischen Factoren des Pflanzenlebens meist eine sehr ungünstige Trennung von einander. Die Wintertemperaturen sind an vielen Tagen hoch genug, um die an wenig Wärme gebundene Arbeit der Assimilation zu ermöglichen[1]) und während dieser Zeit der grössten Bodenfeuchtigkeit ist der Zufluss von Rohsaft, sowie dessen Verarbeitung gewiss weit ergiebiger als während der sommerlichen Trockenheit.



Fig 275. Californische Sklerophyllen: Quercus chrysolepis. Nat. Gr. Nach Sargent.

Während der letzteren ist die Temperatur für die Assimilation zwar andauernd günstig; dagegen wirkt ihr die Trockenheit, indem sie Verengung oder Verschluss der Spaltöffnungen bedingt, entgegen. Es wäre von grossem Interesse, die Ergiebigkeit der Assimilation bei den Sklerophyllen während der verschiedenen Jahreszeiten und bei möglichst verschiedener Witterung, natürlich nur an natürlichen Standorten, zu untersuchen, und festzustellen, ob die niedrigen Temperaturen des Winters oder die Trockenheit des Sommers ihr mehr entgegenwirken. Höchst wahrscheinlich ist die jährliche Assimilation der Sklerophyllen

[1]) Ueber winterliche Assimilation bei chilenischen Sklerophyllen s. Meigen, II. S. 101.



Fig. 276. Mediterrane Hartlaubflora. Cneorum tricoccum. Nat. Gr.



Fig. 277. Kapländische Hartlaubflora. Polygala myrtifolia. Nat. Gr.



Fig. 278. Westaustralische Hartlaubflora. Amphithalea ericifolia E. et Z. Nat. Gr. Nach Taubert in: Nat. Pflanzenfam.



Fig. 279. Kapländische Hartlaubflora: Phylica ericoides. Nat. Gr.



Fig. 280. Mâquis bei Giens, Dép. du Var. Nach einer Photographie,

nicht grösser als die der periodisch grünen Holzpflanzen, indem letztere nicht nur ein zarteres Laub mit weniger geschützten Spaltöffnungen besitzen, sondern dasselbe ausserdem unter viel günstigeren Bedingungen functioniren lassen.

Der grosse Nutzen des immergrünen Laubes in einem Klima mit winterlichen Regen und sommerlicher Trockenheit ist nach dem Vorhergehenden einleuchtend. Von den übrigen Eigenthümlichkeiten der



Fig. 281. Mediterrane Hartlaubflora: Quercus Ilex. Nach Flahault.

Sklerophyllen erscheint auch die grosse Häufigkeit unbeschuppter Knospen wohl begreiflich, indem letztere während des Winters keines Schutzes gegen Trockenheit bedürfen, im Sommer aber ausgebildet werden und daher eine starre Hülle entbehren müssen; der nöthige Schutz wird durch Behaarung, Harzüberzüge etc. geliefert.

§ 2. **Die Hartlaubgehölze der Mittelmeerländer.** Das bekannteste der von Sklerophyllgehölzen bewohnten Gebiete ist das Küstenland

des Mittelmeers;[1]) dasselbe bietet jedoch kaum irgendwo noch ein unverändertes Bild der ursprünglichen Vegetation dar. Weite Strecken erscheinen in der Ferne beinahe pflanzenleer, indem das fahle, staubige Gestrüpp, das den Boden dürftig bedeckt, sich in der Farbe nur wenig von demselben unterscheidet. Solche öde Strecken, die in Südfrankreich „garigues" genannt werden, kommen meist nur auf Kalkboden vor und stellen die Ueberreste früherer Wälder, in welchen Steineiche (Quercus Ilex L. Fig. 281), und Aleppokiefer (Pinus halepensis) herrschten, dar; nur selten sind diese Bäume noch zu niedrigen lichten Wäldern gruppirt. Auf Kieselboden ist die Vegetation üppiger; das Gesträuch wird dichter, höher und stellt den sogenannten „Mâquis" dar (Fig. 280), der namentlich in Corsika zu reicher, typischer Ausbildung gelangt ist. Auch der Mâquis ist vielfach als das allein erhaltene Unterholz ursprünglicher Wälder zu betrachten, deren Bäume, bis auf einige Exemplare, der Axt verfallen sind. Auf Kieselboden sind diese Bäume, in Südfrankreich, vornehmlich Pinus maritima und Quercus Suber, während Steineiche und Aleppokiefer nur noch untergeordnet auftreten. Die auf den meisten Landschaftsbildern aus den Mittelmeerländern vertretene Pinie (Pinus Pinea Fig. 283) bildet hie und da, auf Sandboden, lockere Bestände, ohne einen wesentlichen und allgemeinen Bestandtheil der Vegetation zu bilden, wie die eben genannten weniger schön ge-



Fig. 282. Quercus Ilex. $^2/_3$ nat. Gr.

[1]) Die genauesten diesbezüglichen Arbeiten sind diejenigen von Flahault. (Vgl. das Literaturverzeichniss.) Eine sehr anziehende Schilderung hat Grisebach in der Vegetation der Erde Bd. I, S. 240 u. f. auf Grund eigener Beobachtungen gegeben.

stalteten Kiefern. Noch mehr tritt die allbekannte Cypresse (Fig. 284) im wildwachsenden Zustande zurück.



Fig. 283. Pinus Pinea am Mittelmeer. Nach einer Photographie.

Die Mâquis besitzen manchmal auf weiten Strecken eine sehr monotone Zusammensetzung; so sind sie in Spanien meilenweit ganz

vorwiegend von Cistus-Arten (Fig. 285), im Osten nicht selten hauptsächlich von Pistacia Lentiscus (Fig. 286) gebildet. Auch in diesen Fällen jedoch sind den vorherrschenden andere Typen beigemengt und ein buntes Formengemisch bildet wohl die Regel.

Die systematische Zusammensetzung der Hartlaubgehölze zeigt je nach der Gegend, der Höhe über dem Meere, der physikalischen und chemischen Beschaffenheit des Bodens mannigfache Unterschiede; überall jedoch ist ihr ökologischer Charakter bewahrt. Niedrig und locker in den Garigues, höher und mehr verschlungen in den Mâquis, zeigen Sträucher und Bäume stets aufrechte, steife, mattgrüne Blätter. Man möchte dieselben für Glieder einer grossen Familie betrachten, wenn die Blüthen, die in keiner erkennbaren Weise den Einfluss des Klimas erlitten haben, nicht sofort eines anderen belehrten.



Fig. 284. Cupressus sempervirens, die Cypresse. Oben ein Ast von Olea europaea. Ravenna, Comer See. Nach einer Photographie des Herrn Fr. Sönnecken.

Die Zahl der häufigen Sklerophyllen ist in den Mittelmeerländern eine so grosse, dass eine Auswahl besonders wichtiger Formen stets willkürlich erscheinen wird. Doch wird man immer den Oelbaum, Olea europaea L. (Fig. 268), erwähnen, welcher stellenweise in den Mâquis des Orients und der mediterranen Inseln noch als Strauch wild wächst und als Culturbaum das ganze Culturland des Gebiets beherrscht. Er stellt einen typischen Vertreter des Sklerophylltypus dar, der mit seinem massiven, schon in geringer Höhe verzweigten Stamme, seinen knorrigen Aesten, seiner tiefrissigen, dicken Borke, namentlich aber mit seinen kleinen, schmalen, harten Blättern, die oberwärts spärlich behaart und mattgrün, unterwärts aber durch schuppige Behaarung silberglänzend erscheinen.

An die Olive schliesst sich habituell Quercus Ilex L. (Fig. 281 u. 282) nahe an. Diese Art vertritt in den Mediterranländern, mit einigen anderen, wie Q. coccifera (Fig. 288) und Q. Suber den Sklerophylltypus in der Gattung Quercus, während andere häufige Arten des Gebiets

wie Q. lusitanica, sommergrün geblieben sind. Die Hartlaubeichen haben kleine, harte, bei Q. Ilex meist ganzrandige, bei anderen Arten spitz gezähnte Blätter.

Einige durch die Cultur auch nach Deutschland gelangte Sträucher und kleine Bäume der Mediterranländer tragen das Sklerophyllgepräge nicht weniger zur Schau. Allerdings sind zwei der bekanntesten derselben, Oleander und Lorbeer, kaum als typische Vertreter des Mâquis zu betrachten. Nerium Oleander wächst am Rande und auf den Inselchen des steinigen Bettes wasserarmer Ströme und der Lorbeer (Laurus nobilis), dessen Verbreitung sich über Westfrankreich erstreckt, ist im Mâquis eine seltene Erscheinung und, wie der Oleander, mehr grossblätterig als dessen gewöhnliche Bestandtheile. Recht typische und häufige Mâquissträucher sind hingegen die Myrte (Myrtus communis) mit ihren kleinen, steifen Blättern und die aromatischen Labiaten wie Rosmarin (Rosmarinus officinalis), Lavendel (Lavandula latifolia) und Thymian (Thymus vulgaris), während die Salbei (Salvia officinalis) mit ihren breiten, filzig behaarten, weicheren Blättern wiederum aus dem Typus ausschlägt.



Fig. 285. Mediterrane Hartlaubflora. Cistus crispus. Nat. Gr. Nach Reichenbach.

Alle diese Culturgewächse zusammen vermögen jedoch keineswegs ein Bild der natürlichen Mediterrangehölze, sei es des Waldes, des Mâquis oder der Garigue, zu geben, da so viele ihrer Bestandtheile nur im wilden Zustande vorkommen. Letzteres gilt z. B. von den zahlreichen, namentlich auf Kieselboden sehr häufigen Cistus-Arten, welche durch ihre grossen weissen oder carminrothen Blüthen zu den schönsten

natürlichen Zierpflanzen der Mediterranländer gehören; ihre Blätter sind bald lederartig und glänzend, bald von harzigen Ausscheidungen klebrig, bald stark behaart und in diesem Falle von weicherer Beschaffenheit. Bei keinem Bestandtheile der Mâquis jedoch ist der Sklerophylltypus mehr ausgeprägt als bei solchen unscheinbaren und sehr häufigen Arten, wie Daphne gnidium (Fig. 287, *1*), Phillyrea media (Fig. 287, *4*), Cneorum tricoccum (Fig. 276), Globularia alypum (Fig. 287, *6*) mit



Fig. 286. Mediterrane Hartlaubflora: Pistacia Lentiscus. Nat. Gr.

ihren starren, schmalen Blättern, die sich schief oder nahezu parallel zur Richtung der Lichtstrahlen stellen. Zur Nadelform wird das immergrüne Blatt (bezw. Cladodium) bei dem selten fehlenden Asparagus acutifolius, bei den zum Theil an Kieselboden gebundenen Erica-Arten, unter welchen Erica arborea (Fig. 287, *5*) durch ihren nahezu baumartigen Wuchs besonders hervorragt. Dazwischen zeigen sich einige Gewächse von etwas abweichendem Aussehen, wie Pistacia Lentiscus (Fig. 286),



Fig. 287. Mediterrane Hartlaubflora. *1* Daphne gnidium. *2* Passerina hirsuta. *3* Lavandula Stoechas. *4* Phillyrea media. *5* Erica multiflora. *6* Globularia Alypum. Nat. Grösse. (Nach Reichenbach.)

der einzigen immergrünen Holzpflanze mit gefiederten Blättern in den Mediterranländern, wie ihre laubabwerfende, ebenfalls fiederblätterige Verwandte, Pistacia Terebinthus, wie das aphylle Spartium junceum oder auch noch als häufigster Vertreter der wenigen Kletterpflanzen, Smilax aspera, die in ihren harten, persistirenden Blättern allerdings dem Sklerophylltypus sich nähert.

An freien oder doch weniger von Gesträuch bestandenen Stellen entwickeln sich in zahlreichen Formen Knollen- und Zwiebelpflanzen, die gewöhnlichen Begleiter der Sklerophyllen. Es sind hier namentlich Tulpen, Narcissen, Asphodelen, Arten von Muscari, Orchis, Ophrys, Gladiolus, Arum etc.; auch die Anemonen kann man ihnen anschliessen. In ihrer Gesellschaft zeigen sich schmalblätterige, xerophile Gräser, perennirende Kräuter mit persistirenden harten Blättern, kurzlebige Frühlingsannuellen in grosser Mannigfaltigkeit.



Fig. 288. Mediterrane Hartlaubflora: Quercus coccifera. $^{3}/_{3}$ nat. Gr.

Um die mediterranen Hartlaubformationen genauer zu charakterisiren, sei hier hervorgehoben, dass die Quercus Ilex-Formation in Frankreich stets folgende Gewächse aufweist[1]): Cistus monspeliensis und albidus, Lavandula latifolia, Thymus vulgaris, Genista scorpius, Daphne Gnidium, Brachypodium ramosum, Smilax aspera, Quercus coccifera, Phillyrea angustifolia, Pistacia Terebinthus, Dorycnium suffruticosum, Juniperus Oxycedrus. Meist, aber nicht immer treten noch folgende Arten hinzu: Pistacia Lentiscus, Rosmarinus officinalis, Cneorum tricoccum, Spartium junceum, Rhamnus alaternus, Cercis siliquastrum, Erica multiflora.

In den wärmsten Theilen Südfrankreichs, an der Küste der Provence, treten diesen allgemein verbreiteten Gewächsen noch folgende hinzu[2]): Myrtus communis, Cneorum tricoccum, Calycotome spinosa, Anthyllis cytisoides, Anth. barba jovis, Hyoseris radiata, Convolvulus althaeoides, Teucrium fruticans, Orchis longebracteata, Anagyris foetida, Erica arborea, Thapsia villosa, Ferula nodiflora, Cistus ladaniferus, C. crispus, C. populifolius, Vitex Agnus Castus, Thelygonum Cynocrambe.

---

1) Flahault, Carte, S. 66.
2) Ibid. S. 69.



Fig. 289. Hartlaubgehölze bei Cape Town. Nach einer Photographie.

In der Nähe ihrer klimatischen Grenze sind die Gehölze wieder abweichender Zusammensetzung:

Genista scorpius, Psoralea bituminosa, Sedum altissimum, Rubia peregrina, Carlina corymbosa, Lavandula latifolia, Thymus vulgaris, Euphorbia Characia Jasminum fruticans, Aegilops ovata, Brachypodium ramosum, Asparagus acutifolius, Dorycnium suffruticosum, Rhamnus Alaternus, Spartium junceum, Ononis minutissima, Scabiosa maritima, Catananche coerulea.

Meist nur in vereinzelten, zu wenigen Arten gehörigen Individuen, zeigen sich in den Hartlaubgehölzen sommergrüne Holzgewächse. Im westlichen Theile des Mediterranlandes ist unter ihnen nur Pistacia Terebinthus sehr häufig; Vitex Agnus Castus, Cercis siliquastrum sind es nur stellenweise. Pappeln, Eschen und andere laubabwerfende Bäume nordischer Verwandtschaft, die im Littoral häufig sind, kommen nicht in den Sklerophyllgehölzen, sondern in der Nähe der Gewässer auf immer feuchtem Boden, vor; Wälder laubabwerfender Bäume, zunächst von Kastanien, fehlen dem Küstenlande und zeigen sich erst in den klimatisch abweichenden Gebirgsgegenden, oberhalb der Oliven.

§ 3. **Die kapländischen Hartlaubgehölze.** Alle in Bezug auf zeitliche Vertheilung der Regen- und Trockenzeit mit der Mediterranküste übereinstimmende Gebiete wiederholen in ihrer Vegetation die wesentlichen ökologischen Züge der Mediterranvegetation. So könnten z. B. die Schilderungen, welche Bolus und Scott-Elliot von der südwestlichen Kapflora entworfen haben, soweit sie sich auf die vegetativen Organe beziehen, auf die Mediterranflora ohne weiteres übertragen werden und passen, wie wir nachher sehen werden, nicht weniger gut zu den anderen Hartlaubgebieten.

Nach Bolus ist die Südwestecke Afrika's von immergrünem „niedrigem Gebüsch von dunkler oder bläulichgrüner Farbe“ überzogen. Seine Bestandtheile haben gewöhnlich sehr kleine Blätter und sind von einer graugrünen oder stumpfen Farbe, so daß sie von der Ferne einen sehr düstern Eindruck machen. An der Küste sind die Büsche übrigens grösser, zumeist 4—8 Fuss hoch. Bäume, namentlich Proteaceen, sind auf die feuchteren Abhänge und Schluchten des Tafelbergs beschränkt.

Im Vergleich zu den Blättern der Mediterrangehölze sind hier sehr kleine Blätter noch häufiger, obwohl relativ grosse Blätter (z. B. bei Leucadendron argenteum Fig. 294) an etwas feuchteren Standorten nicht fehlen. Hier scheint ausserdem das Klima auch die Blüthen beeinflusst zu haben, welche meist sehr klein, aber dicht gedrängt sind und oft eine Reduction der Corolle zu Gunsten der Staubfäden aufweisen. Annuellen scheinen zu fehlen. Diese geringen ökologischen Unterschiede zwischen Capland und Mediterrangelände hängen mit der noch grösseren Trockenheit des ersteren zusammen und sind gegenüber den schwer-

wiegenden Uebereinstimmungen bedeutungslos. Letztere erstrecken sich auch auf die Begleitpflanzen, zu welchen Zwiebel- und Knollenpflanzen



Fig. 290. Kapländische Hartlaubvegetation: Leucadendron argenteum am Tafelberg. Nach einer Photographie.

in erster Linie gehören. Auch hier sind die Dorngewächse, die Aphyllen die Succulenten, die Holzpflanzen mit Fiederblättern nur schwach ent-



Fig. 291. Kapländische Hartlaubflora. *1* Gnidia pinifolia L. (Thymelaeaceae). *2* Leucadendron Levisancus R. Br. (Proteaceae). *3* Berzelia abrotanoides Brongt. (Bruniaceae). *4* Diosma succulentum (Rutaceae-Diosmeae). *5* Phylica paniculata (Rhamnacea). *6* Coleonema album (Rutaceae). *7* Agathosma capitatum L. (Rutaceae). Nat. Gr. (R. Anheisser n. d. Nat.)

wickelt, während sie in den benachbarten, nicht weniger oder noch mehr regenarmen, aber in der Zeit ihrer Niederschläge abweichenden Gebieten eine wesentliche Rolle spielen.

Sammlungen von Pflanzen auf dem reichen Abhang etwa des Tafelbergs, des Lion's Head, des Devil's Peak, des Minzenbergs, des Houwhoek-Gebirges gemacht, zeigen, nach Scott-Elliot, eine bemerkenswerthe Aehnlichkeit der Lebensweise und des Aussehens. Es sind sämmtlich strauchige Perennen. Die Blätter sind klein, hart und häufig am Rande eingerollt, die Blüthen sind ebenfalls klein; jedoch zahlreich und dicht gehäuft. „Dieser Typus ist in den verschiedensten Ordnungen vertreten, z. B. bei zahlreichen Arten von Heliophila unter den Cruciferen; bei vielen Arten von Polygala und Muraltia, von Polycarpon, Hermannia und Mahernia, bei der ganzen Gruppe der Diosmeen unter den Rutaceen, bei Phylica und Noltea unter den Rhamnaceen; unter den Leguminosen bei Amphithalea, Borbonia, Rafnia, Listia, Lebeckia und anderen, und höchst vollkommen in der grossen Gattung Aspalathus; unter den Rosaceen finden wir Cliffortia; die Ordnung der Bruniaceen besteht ebenfalls aus solchen Gewächsen."



Fig. 292. Kapländische Hartlaubflora. Cliffortia ilicifolia (Rosaceae). Nat. Grösse.

§ 4. **Süd- und westaustralische Hartlaubgehölze.** Der west- und südaustralische Scrub nähert sich in seinem ökologischen Gepräge den anderen Sklerophyllformationen so vollkommen, dass eine Schilderung desselben einer Wiederholung gleichen muss: Immergrüne, vornehmlich strauchige Gewächse, mit steifen, saftarmen, einfachen, ganzrandigen Blättern, die sich schief oder sogar parallel zum Lichte stellen, eine matte, hier oft durch Harz- oder Wachskörnchen bläuliche Oberfläche besitzen und Behaarung, wenn überhaupt, nur an der Unterseite aufzuweisen pflegen. Auch die Nebenvegetation stimmt überein mit ihrem Reichthum an Zwiebel- und Knollenpflanzen (Liliaceen, Haemodoraceen, Orchideen), ihrer Armuth an Dorngewächsen und Fiederblättern. Wiederum würde man nach den vegetativen Organen die Glieder eines Verwandtschaftskreises vermuthen und denselben zu demjenigen der Mediterranküste und des Kaplandes in Beziehung stellen, und doch handelt es sich im australischen Scrub um ein äusserst formenreiches Gemisch meist ganz eigenthümlicher Typen aus den Familien der Mimosaceen, Myrtaceen, Proteaceen, Thymelaeaceen, Epacridaceen, Myoporaceen etc.

Schmal elliptische, denjenigen der Olive und des Oleander ähnliche

Blätter herrschen vor (Fig. 297), doch kommen auch linealische und breitere Formen vor.

Leider sind wir über die formenreichen und oft waldartigen Hartlaubgehölze West-Australiens nur ganz im Allgemeinen unterrichtet. Genauere Schilderungen liegen nur für den Scrub Süd-Australiens vor. Schomburgk spricht sich darüber folgendermaassen aus:

„Die Gebiete des sogenannten „Scrublands" erscheinen auf der ganzen Oberfläche Süd-Australiens in den verschiedensten Bezirken, doch dehnen sie



Fig. 293. Kapländische Hartlaubflora. Cunonia capensis L. (Cunoniaceae).

sich vornehmlich nach Norden und Osten aus und nehmen ungefähr den achten Theil der Colonie ein. Sie stellen weite trostlose, dürre Flächen dar, deren Boden von schlechtester Beschaffenheit und für die Cultur ungeeignet ist; derselbe besteht bald aus lehmigem Thon, bald aus reinem Sande und seine Oberfläche ist von Kieseln, Eisenstein und Eisensand bedeckt; Wasser ist in diesen Gegenden nicht sichtbar. Die Vegetation ist von zwerghaftem Wuchs und der Scrub beinahe frei von Gräsern und anderen Kräutern. Die wenigen Genera der ersteren sind vorwiegend Neurachne, Stipa, Isolepis, Spinifex, das wohlbekannte Kanguroogras, Anthistiria ciliaris und einige Juncaceen, nämlich Xerotes glauca R. Br. und filiformis R. Br.; alle wachsen nur in vereinzelten, weit von einander stehenden Büscheln. Das Fehlen anderer Kräuter ist

während des Sommers ebenso gross; aber ihre Abwesenheit ist durch die endlose Mannigfaltigkeit der Genera und Arten der Sträucher aufgewogen. Der allgemeine Eindruck, den der Scrub hervorruft, ist düster, obwohl die grosse Mannigfaltigkeit der hier zusammenwachsenden Sträucher den Botaniker interessirt. Diese Sträucher werden gewöhnlich 4 bis 6′ hoch und sind untermischt von Zwergbäumen aus den Genera Eucalyptus, Casuarina, Santalum, Melaleuca, Exocarpus[1]), Camphoromyrtus[2]), Dodonaea[3]), Frenela[4]), Banksia



Fig. 294. Kapländische Hartlaubflora: Leucadendron argenteum. $^1/_2$ nat. Gr. (R. Anheisser n. d. Nat.)

(Fig. 297, *1*)[5]) etc. Kleinere Sträucher aus den Genera Pimelea (Fig. 295, *3*)[5]), Leucopogon (Fig. 298, *7*)[6]), Dillwynia[7]), Acrotriche[6]), Calythryx (Fig. 295, *8*)[2]) bedecken den Boden und sind überragt von solchen höheren Wuchses, wie Hakea (Fig. 298, *4*)[8]), Logania, Alyxia[9]), Myoporum (Fig. 295, *6*), Stenochilus[10]), Euphrasia, Thomasia[11]), Bursaria[12]), Pomaderris[13]), Haloragis, Melaleuca (Fig. 295, *1*)[8]), Leptospermum (Fig. 298, *5*)[2]), Eutaxia[7]), Acacia (Fig. 296), Isopogon[8]), Correa[14]), Rhagodia[15]) etc., welche zuweilen undurchdringliche

[1]) Santalac. [2]) Myrtac. [3]) Sapindac. [4]) Callitris Vent. Conif. [5]) Thymel. [6]) Epacrid. [7]) Papilion. [8]) Proteac. [9]) Apocyn. [10]) Myopor. [11]) Stercul. [12]) Pittospor. [13]) Rhamnac. [14]) Rutac. [15]) Chenopod.



Fig. 295. Westaustralische Hartlaubflora.
1 Melaleuca densa R. Br. (Myrtac.) *2* Brachysema undulatum R. Br. (Papilion). *3* Pimelea spectabilis Lindl. (Thymelaeac.). *4* Chorizema triangularis (Papil.). *5* Styphelia (Leucopogon) squarrosa Benth. (Epacrid.). *6* Myoporum tuberculatum R. Br. (Myoporac.) *7* Styphelia verticillata Spreng. (Epacrid.). *8* Calythrix glabra Br. (Myrtac.). *9* Boronia crenulata Smith (Rutac.). Nat. Gr.

Dickichte bilden; an anderen Orten besteht der Scrub ausschliesslich aus Eucalyptus dumosa A. Cunn. oder aus anderen buschigen Eucalypten, wie E. uncinata Turcz., bicolor A. Cunn. und incrassata Labil., welche nur 6 bis 8′ hoch werden und über Hunderte von Meilen sich ausdehnen."

„Die bei weitem vorherrschende Farbe im Scrub ist ein bläuliches Grün, hier und da gesprenkelt durch die weisslichen Blätter der Rhagodia und die röthlich braunen anderer Sträucher. Die meisten Blätter sind eiförmig, ganzrandig, lederartig und scharfspitzig; Sträucher mit gefiederten Blättern sind selten.

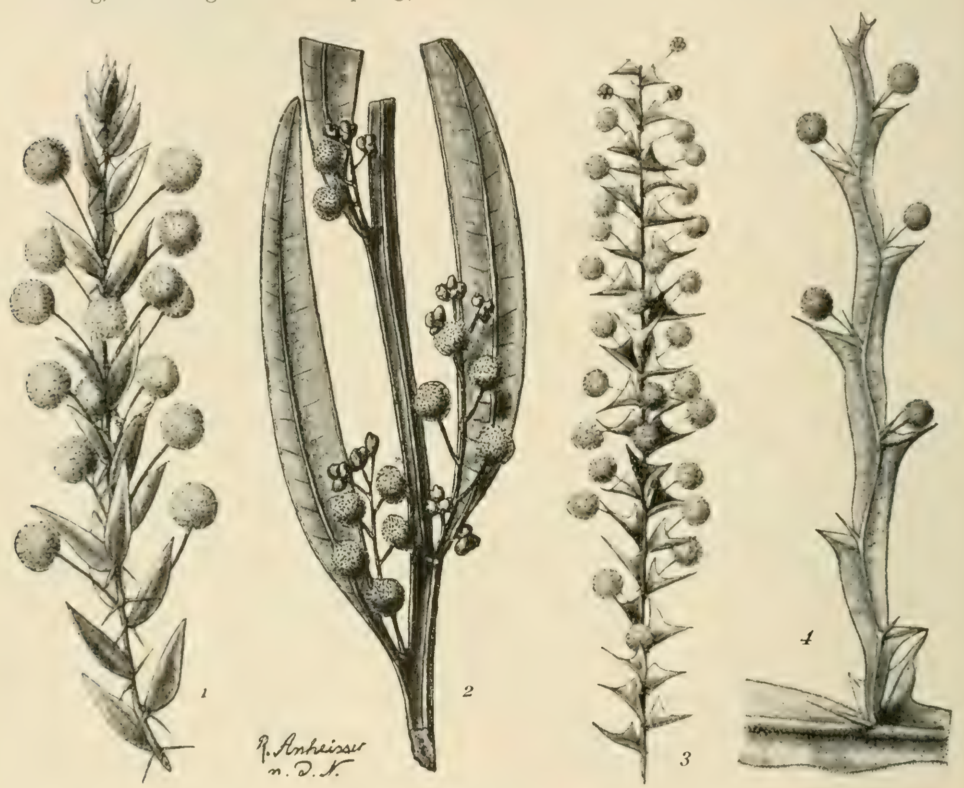


Fig. 296. Westaustralische Hartlaubflora. Acacia-Arten. *1* A. armata. *2*. A. marginata. *3* A. decipiens R. Br. *4* A. alata R. Br. Nat. Gr.

„Das einförmige und düstere Aussehen eines ausgedehnten Scrub ist erdrückend, namentlich bei der Betrachtung von einer Erhöhung. Die gleichmässige Höhe der Gewächse, die mattbläuliche Laubfarbe sehen in der Ferne wie ein bis an den Horizont sich ausdehnendes Meer aus; wenigstens machte mir der erste Blick auf den über Hunderte von Meilen sich erstreckenden Murray Scrub diesen Eindruck. Jeder vermeidet den Scrub so viel als möglich. Viele haben in demselben ihren Weg verloren und sind an Wassermangel zu Grunde gegangen."

„Die Scrubgehölze der verschiedenen Bezirke machen alle den gleichen gesammten Eindruck, doch gehören die dieselben zusammensetzenden Pflanzen

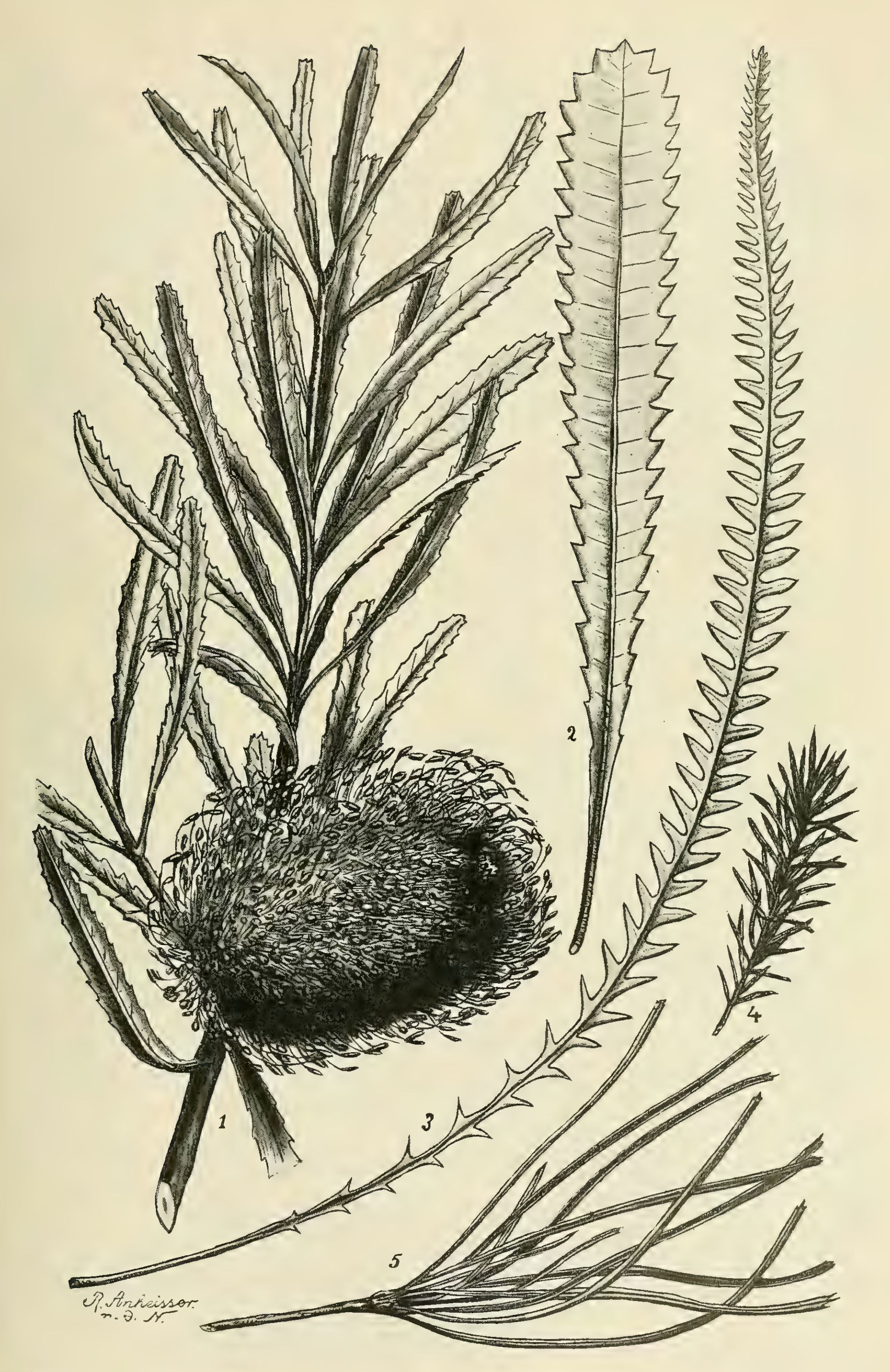


Fig. 297. Westaustralische Hartlaubflora: Proteaceae. *1* Banksia marginata Cav. *2* Banksia serrata L. fil. *3* Dryandra mucronulata R. Br. *4* Banksia ericaefolia L. fil. *5* Banksia spinulosa Sm.



Fig. 298. Australische Hartlaubflora. Wiederholung ähnlicher Blattformen.
1 Pittosporum phillyraeoides D. C. (Pittosporac.) *2* Acacia linearis. *3* Ac. floribunda. *4* Hakea saligna Schrad. (Proteac.). *5* Leptospermum resiniferum (Myrtac.). *6* Metrosideros viminalis Gärtn. (Myrtac.). *7* Leucopogon Cunninghami (Epacridac.). Nat. Grösse.



Fig. 299. Chaparralformation am Mt. Jamalpais bei San Francisco. Nach einer Photographie.

nicht zu den gleichen Genera und Arten, da Bodenqualität und Standort den floristischen Charakter beeinflussen.[1])

Stets findet man die eine oder die andere Strauchart in Blüthe. Die meisten Arten entfalten ihre Blüthen im September oder October und die Regenzeit ist von geringem Einfluss auf dieselbe; doch weckt sie zahlreiche terrestrische Orchideen zu neuem Leben, nämlich Arten von Erochilus, Caladenia, Diuris, Prassophyllum, Dipodium, Microtis, Cyrtostylis etc. In ihrer Gesellschaft erscheinen einige Stauden und Annuellen, Arten von Helichrysum, Drosera, Helipterum, Scaevola, Brunonia, Thysonanthus, Euphrasia, Goodenia, Hypoxis, Senecio etc. und einjährige Gräser. Aber ihre Dauer ist kurz, da sie beim Eintritt der Trockenzeit ebenso rasch verschwinden, als sie erschienen waren.[1]) „Heideartiges Laub oder vertical gestellte Blätter," sagt Behr, „drängen sich um moosartig in einander gewachsene kugelförmige Sträucher oder verdecken nur spärlich die Blössen der langen Ruthen, die sich aus hässlich sparrigem Gestrüpp herausstrecken. Die herrschende Farbe des Laubes ist ein todtes Blaugrün; doch legt sich die Natur in dieser Beziehung wenig Zwang an; die Rhagodia trägt weisses Laub, anderes Gesträuch braunrothes; am unheimlichsten, weil in solcher Umgebung am unnatürlichsten, ist das lebhafte Maigrün der Cassia und des Santalum. Gefiedertes oder sonst zusammengesetztes Laub ist selten; ich erinnere mich nur als einzigen Beispiels einer Art von Cassia. Sonst findet sich bei dem rigiden Laube möglichste Mannigfaltigkeit, vom Eirund durch die Lanzettform bis zur blossen Borste, von der dichtesten Gedrängtheit durch alle möglichen Nüancen zum kahlen, blattlosen Zweige. Bei alledem treten oft Pflanzen aus sehr verschiedenen Familien im Habitus so zusammen, dass nur Blüthe oder Frucht ein sicheres Criterium geben können. Die Gesträuche und Bäume der Scrubgegenden sind von sehr verschiedener Höhe, manche Eucalyptus-Arten wetteifern mit denen des fruchtbaren Landes . . ."[2]) Schomburgk's Schilderung stimmt mit der vorhergehenden wesentlich überein.

§ 5. **Die californischen Hartlaubgehölze.** Das californische Küstenland ist vornehmlich von immergrünem Gesträuch bedeckt, aus welchem Bäume sich meist nur vereinzelt erheben. Die wichtigsten dieser letzteren, welche an trockenen Standorten auch als Sträucher auftreten, sind Quercus agrifolia Née, Q. chrysolepis Liebm. (Fig. 275 und 269), Q. dumosa (Fig. 300, *6*), Q. oblongifolia Torr. u. a. m., sämmtlich immergrüne Arten mit kleinen, lederartigen, ganzrandigen oder mit Stachelzähnen versehenen Blättern; ihnen gesellen sich zwei immergrüne Bäume anderer Verwandtschaft, der kalifornische Lorbeer, Umbellularia californica Nutt (Fig. 274) und der Chinquapin, Castanopsis chrysophylla A.D.C. zu. Das den Hauptbestandtheil der Vegetationsdecke bildende, auf Vorbergen und Hügeln schwer durchdringliche Dickichte bildende Gesträuch (Fig. 299), setzt sich, wie die entsprechenden Formationen anderer Sklerophyllgebiete, aus Vertretern

[1]) l. c. S. 9—10.

[2]) l. c. S. 548—549.



Fig. 300. Aus der californischen Hartlaubflora. Chaparralvegetation des Küstengebirges.
1 Arctostaphylos tomentosa. *2* Adenostoma fasciculatum H. v. A. *3* Ceanothus cuneatus Nutt. *4* C. papillosus Torr. *5* Pickeringia montana Nutt. *6* Quercus dumosa Nutt. Ex herb. Prof. Dudley.

der verschiedensten Familien zusammen, wie Eichen (Fig. 300, *6*), Compositen, Rosaceen, (Adenostoma fasciculatum (Fig. 302, *2*), Prunus ilicifolia (Fig. 303,), Zygophyllaceen, Anacardiaceen (Rhus-Arten), Rhamnaceen (mehrere Ceanothus-Arten) (Fig. 300 *3*, *4*), Leguminosen, Hydrophyllaceen, Ericaceen (Arctostaphylos) (Fig. 300, *1*), Labiaten etc. Succu-



Fig. 301. Californische Hartlaubflora: Dendromecon rigidum (Papav.). Nat. Gr. (Herb. Dudley.)

lenten sind häufiger als in anderen Hartlaubgebieten und durch verschiedene Cacteen vertreten. Zwiebel- und Knollenpflanzen sind hier wiederum als Begleiter der Hartlaubhölzer massenhaft vorhanden.

Der Fuss des Küstengebirges (Coast range) ist in Nordcalifornien,

---

[1]) Mayr, N.-Amerika, S. 261 u. f.

dank den reicheren Niederschlägen, von Hochwäldern bedeckt, die vornehmlich von Sequoia sempervirens gebildet sind (Fig. 304). Das Unterholz jedoch ist von typischen Hartlaubsträuchern gebildet. Weiter südlich sind sowohl auf dem Küstengebirge als an der unteren Region der Sierra Nevada immergrüne Gebüsche und Gesträuche, in welchen Eichen auf weiten Strecken beinahe allein herrschen. Dicht am Meere erhebt



Fig. 303. Californische Hartlaubflora: Prunus ilicifolia. Nat. Gr. Nach Sargent.

sich manchmal, freistehend oder in lichten Beständen, Juniperus macrocarpa (Fig. 305.).

Schilderungen des Vegetationscharakters an der Küste Kaliforniens sind äusserst spärlich. Nach C. A. Purpus nimmt an der südwestlichen Sierra Nevada Quercus Douglasii die unteren Abhänge ein; bei etwa 2000′ beginnt eine Baum- und Strauchvegetation von wesentlich anderer Zusammensetzung; es sind

die sogenannten Chaparrals, die in ähnlicher physiognomischer und floristischer Zusammensetzung das Küstengebirge zum grossen Theile bedecken. Unter den Bäumen zeichnet sich durch Grösse und Häufigkeit aus Quercus chrysolepis. Mit ihr zeigen sich die ebenfalls immergrüne Q. Wislizeni D. C. und die laubabwerfende Q. Kellogi Newb., beide baumartig, während sie nicht weniger charakteristische Q. Breweri Engelm. strauchig bleibt und



Fig. 304. Aus dem pacifischen Küstenwalde (Coast-Range) Californiens: Sequoia sempervirens. Nach einer Photographie.

schwer durchdringliche Dickichte bildet. Die charakteristischen Sträucher sind aber in erster Linie die Rosacee Adenostoma fasciculatum (Fig. 300, *2*), ein immergrüner erikenartiger, mit Spiraeablüthen versehener Strauch, der oft für sich allein ausgedehnte Dickichte bildet. Häufig und charakteristisch ist auch Ceanothus cuneatus Hook (Fig. 300, *3*), ein buschiger, bis 2 m hoher, weiss oder hellblau blühender Strauch, der ebenfalls die Neigung hat gesellig zu

wachsen und dichtes Gestrüpp zu bilden. Ferner erwähnt Purpus namentlich die gross blühende Sterculiacee Fremontia californica, die sommergrüne Aesculus californica, die Rosacee Cercocarpus parvifolius Nutt., Arctostaphylos-Arten, namentlich A. Manzanita, Arten von Rhamnus (Rh. tomentella Benth., Rh. crocea, Nutt., beide immergrün), Rhus diversiloba Torr. et Gray., Pentstemon diversifolius Ldl., Diplacus glutinosus Benth. (Scrophul.), Eriodictyon glutinosum Hook. et Arn. (Hydrophyll.), Bigelowia arborescens Gray. (Compos), Umbellularia californica Nutt. (eine weiter nördlich, in feuchteren Gegenden baumartige Lauracee (Fig. 274) und einige Schlingsträucher: Lonicera hispidula Dougl. und Clematis lasiantha Nutt. Das in der Coast Range häufige Dendromecon rigidum Benth. (Fig. 301), eine strauchige Papaveracee mit grossen Blüthen, die habituell an die mediterranen Cistrosen erinnert, ist in den Chaparrals der Sierra Nevada seltener.



Fig. 305. Cupressus macrocarpa, die Monterey-Cypresse an der Meeresküste bei San Francisco. Nach einer Photographie.

§ 6. **Die chilenischen Hartlaubgehölze.** Die mittelchilenischen Hartlaubgehölze zeigen sich namentlich in der Bergregion, in Höhen zwischen 1000 und 2000 m; da bilden sie schwer durchdringliche, immergrüne Gesträuche, die an besonders günstigen Stellen von Bäumen überragt erscheinen. Ihr häufigster Bestandtheil, als Strauch wie als Baum, ist Quillaja Saponaria. Constante Begleiter der letzteren sind Kageneckia oblonga und Litsaea caustica; es treten aber noch zahlreiche andere Sträucher hinzu (Fig. 306). Alle diese Holzgewächse haben kleine, bis höchstens mittelgrosse, saftarme, sklerenchymreiche Blätter mit dicker Cuticula. Halbstrauchige und krautige Schlingpflanzen sind in diesen Gehölzen häufig, Knollen- und



Fig. 306. Chilenische Hartlaubflora.

1 Quillaja Saponaria Mol. *2* Escallonia arguta Presl. *3* Kageneckia oblonga. *4* Kageneckia angustifolia Don. *5* Colliguaya odorifera. *6* Col. integerrima Gill. et Hook. *7* Rhus caustica Hook. *8* Satureja virgata. *9* Baccharis rosmarinifolia. *10* Aristotelia maqui L'Hér. Nat. Gr.

Zwiebelpflanzen (Liliaceen, Amaryllidaceen, Iridaceen bes. Sisyrinchium, Oxalis-Arten etc.) wachsen in ihrer Nähe. Abweichende häufige Formen sind die mächtige Bromeliacee, Puya coarctata sowie Cereus Quisco.

Auswahl der Literatur.

Bolus, H. Grundzüge der Flora von Südafrika. Uebersetzung von G. Kersten. 1888.

Flahault, Ch. I. La distribution géographique des végétaux dans un coin du Languedoc. Montpellier 1893.

— II. Les herborisations aux environs de Montpellier. Journal de botanique. Tomes I und II.

— III. Projet de carte botanique, forestière et agricole de la France. Bulletin de la Société botanique de France. Tome LI. 1894 S. LVI.

— IV. La garigue. Journal de botanique. 1888.

Jönsson, Bengt. Bidrag till Kännedomen om bladetsanatomista byggnad hos Proteacerna. In.-Diss. Lund 1880.

Knoblauch, E. Oekologische Anatomie der Holzpflanzen der südafrikanischen immergrünen Buschregion. Habilitationsschrift 1897.

Mayr, H. Die Waldungen von Nordamerika. München 1890.

Meigen, Fr. I. Skizze der Vegetationsverhältnisse von Santiago in Chile. Engler's Jahrbücher. Bd. 17.

— II. Biologische Beobachtungen aus der Flora Santiagos in Chile. Trockenschutzeinrichtungen. Ibid. Bd. 18.

Neger, F. W. Zur Biologie der Holzgewächse im südlichen Chile. Engler's Jahrbücher. Bd. XXIII. 1896.

— Die Vegetationsverhältnisse im nördlichen Araucanien (Flussgebiet des Rio Biobio). Engler's Jahrb. Bd. XXIII. 1896.

Purpus, C. A. I. Die Chaparralregion der südwestlichen Sierra Nevada von Californien. Mittheil. d. deutschen dendrolog. Gesellsch. No. 6. 1897.

— II. Bericht über meine Tour in die südliche Sierra Nevada und die Argus und Madurango Ranges. Ibid.

Reiche, K. Die Vegetationsverhältnisse am Unterlaufe des Rio Maule. Engler's Jahrbücher. Bd. 21.

Sargent. Die Wälder von Nordamerika. (Auszug.) Petermann's Mittheilungen 1886.

Schomburgk. Flora of South-Australia Adelaide 1875.

Scott-Elliot. Regional distribution of the Cape Flora. Transact. of the botanical Society. Vol. XVIII. Edinburgh 1891.

Willkomm, M. Grundzüge der Pflanzenverbreitung auf der iberischen Halbinsel. Die Vegetation der Erde. I. Theil. Leipzig 1896.

VI. Gehölzklima und Grasflurklima in den kalttemperirten Gürteln.

§ 1. Allgemeines. — § 2. Wald und Prärie in den Vereinigten Staaten. Vier Klima- und Vegetationsgebiete. Mittlerer Regenfall in den vier Gebieten. Die Winde. — § 3. Klima und Vegetation in Russland. Das Klima der Steppen. Ungleiche Windverhältnisse in Nord- und Südrussland. Klimatische Verhältnisse im mittel- und nordrussischen Walde. — § 4. Das ungarische Tiefland. Hunfalvy über das ungarische Steppenklima. — § 5. Das kalttemperirte Ostasien. Niederschlagsverhältnisse. Vertheilung von Wald- und Grasflur.

§ 1. **Allgemeines.** Mit der Entfernung vom Wendekreise werden die Formationen, soweit sie vom Klima abhängig sind, immer weniger mannigfach. Xerophile Gehölze fehlen, wenigstens als klimatische Formationen, der Unterschied zwischen Hochwald und Niederwald lässt sich kaum durchführen, die Gesträuchformationen, die in den Heiden ihren verbreitetsten Typus besitzen, sind in erster Linie von edaphischen Einflüssen abhängig. Die Grasflur ist meist als Steppe, seltener als Wiese, niemals aber als Savanne ausgebildet.

In einem grossen Theile der winterkalten temperirten Zonen ist die Vegetationsdecke durch die transformirende oder verheerende Thätigkeit des Menschen und seiner Hausthiere derart verändert worden, dass man nur noch in den seltensten Fällen von natürlichen Formationen sprechen kann, z. B. in Mitteleuropa, im grössten Theile von China und Japan, in einem beträchtlichen Theile von Russland und Nordamerika. Etwas weniger verändert ist die ursprüngliche Vegetationsdecke im östlichen und südlichen Russland, im temperirten Sibirien und in manchen, namentlich westlichen Landschaften, Nordamerika's. Auch sind, in den zuletzt erwähnten Ländern, die Zerstörungen verhältnissmässig neuen Ursprungs und der Naturcharakter lässt sich aus den Schilderungen von Augenzeugen wiederherstellen. Russland und Nordamerika sind diejenigen Länder des nördlichen kalttemperirten Gürtels, in welchen die klimatischen Bedingungen der Gehölze, Grasfluren und Wüsten am ehesten noch erkannt werden können. Der kalttemperirte Gürtel der südlichen temperirten Zone ist auf dem Lande so schwach entwickelt, daß er kaum in Betracht kommt.

§ 2. **Wald und Prärie in den Vereinigten Staaten.** Die Vereinigten Staaten von Nordamerika zeigen, bezüglich der Hydrometeore, eine östlich-westliche Gliederung in vier Hauptgebiete.[1]) (Vergl. die Tabelle I u. II.)

Das atlantische Gebiet ist ohne Trockenzeit; Regen fallen reichlich zu allen Jahreszeiten, mit einem erkennbaren Maximum im Sommer. Die Niederschläge betragen im Küstenlande ca. 1000 mm jährlich, im Süden und am Golf 1200 mm, nach Osten fallen sie auf 800—900 herunter. Die östliche Grenze des Gebiets ist ungefähr durch den Mississippi bezeichnet.

Westlich vom Mississippi erstreckt sich bis zum Fuss der Felsengebirge ein Gebiet mit trockenen Wintern und feuchten Frühsommern; die Niederschläge sind geringer als im atlantischen Gebiet und betragen 500—600 mm; sie nehmen von Osten nach Westen ab.

Das zwischen Felsengebirge und Sierra Nevada gelegene Plateau hat beinahe überall sehr spärliche Niederschläge (30 cm oder weniger, die entweder zu allen Jahreszeiten fallen oder im Hochsommer beinahe ganz fehlen.

Die pacifische Küste westlich von der Sierra Nevada (Washington, Oregon, Californien) ist ein Gebiet der Winterregen. Im Norden sind die Niederschläge sehr reichlich und auch der Sommer ist feucht, obwohl viel weniger als der Winter. Nach Süden werden die Niederschläge geringer (ca. 500 mm) und der Sommer wird regenlos, der südlichste Theil von Californien erhält nur sehr spärliche Niederschläge (ca. 250 mm).

Aus der Menge und namentlich der jahreszeitlichen Vertheilung der Niederschläge liesse sich der Vegetationscharakter aller vier Gebiete schon im Voraus mit Sicherheit angeben. Das östliche Gebiet mit seinen vielen auch während des Winters fallenden Niederschlägen hat ein echtes Waldklima und ist in der That von Wäldern bedeckt, welche im Nordwesten, entsprechend der Abnahme der Regenmenge, an Höhe und Ueppigkeit abnehmen. Im südlichen wintermilden Theil sind die Wälder hygrophil (subtropischer Regenwald) im Norden sind sie, der Winterkälte entsprechend, tropophil. Das Gebiet zwischen Mississippi und Felsengebirge besitzt in erster Linie durch seine trockenen Winter und gleichmässig feuchten Frühsommer, in zweiter Linie durch die mässige Menge seiner Niederschläge, ein ganz typisches Grasflurklima. Es mag gleich hinzugefügt werden, dass der baumfeindliche Charakter des kalten Winters durch häufige Nordwinde bei scharfem Frost noch erhöht wird. Dieses Gebiet ist dasjenige der Prärieen genannten baumlosen Steppen. Das Plateau zwischen Felsen-

[1]) Die Meteorologen unterscheiden nach Greely dreizehn Typen. Für die hier in Betracht kommenden Fragen ist eine so weitgehende Gliederung überflüssig.

gebirge und Sierra hat zum grössten Theile Wüstenklima und dem entspricht sein Vegetationscharakter vollkommen. Das pacifische Gebiet endlich besitzt mit Ausnahme des südlichen wüstenartigen Theils, ausgeprägtes Gehölzklima; den mässigen Niederschlägen im mittleren Californien entsprechen xerophile Gehölze, den reichen des winterkalten Nordens tropophile Hochwälder.

Folgende Tabelle bringt nach Hann Procente der Jahressumme des Regens für das mittlere atlantische Waldgebiet und das in gleicher Breite (ca. 40° N) gelegene Grasflurgebiet der Prärie (Nebraska, Kansas).

Tabelle I.

	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.
Altlantisches Waldgebiet	8.4	7.8	8.8	7.1*	7.5	8.5	**9.8**	9.6	8.2	8.4	8.1	7.8
Grasflur (Prärie)	2.7*	2.8	5.0	10.6	14.5	**17.2**	14.4	12.0	7.9	6.4	3.2	3.3

Die Tabelle II bringt, ebenfalls nach Hann, für eine grössere Anzahl Landschaften die wirklichen Regenmengen.

Tabelle II.

Mittlerer Regenfall in den Vereinigten Staaten.

	Atlantisches Gebiet Wald						Uebergang Wald und Grasflur	Prärien-Gebiet Ueppige Grasflur		Westliche trockene Prärie	Plateau des Felsengebirges Wüste		Pacifische Küste Troph. Hochwald	Pacifische Küste Xeroph. Hartlaubgehölze
	Neu-England	Mitl. Atl. Staaten	Südl. Atl. Staaten	Oestliche Golfstaaten	Ohiothal u. Tennessee	Untere Seenregion	Oberes Mississippi-Thal	Dakotah	Missouri-Thal	Ostabhang Felsengebirge	Südlich (34 N.)	Mittel (40 N.)	Nördlich (46 N.)	Mittel (36 N.)
Jan.	96	94	107*	130	104	67	45*	13*	24*	16*	21	36*	136	90*
Febr.	91	87	91	120	103	64	45	14	29	12*	28	31	126	73
März	97	97	110*	165*	101	68	58	23	41	18	22	25	117	56
April	81	79	98	137	95	55*	68	42	74	36	14	24	68	47
Mai	79*	78*	95	103	90	71	95	68	104	70*	10*	19	49	14
Juni	88	93	130	125	118*	83	116*	72*	122*	65	13	10	34	6
Juli	102*	107	147	120	109	91*	98	54	103	41	49	5	15*	1
Aug.	102	113*	161*	116	91	73	90	60	81	36	60*	5*	15	0*
Sept.	77	88	133	96	70	72	98	31	78	31	25	7	38	4
Oct.	94	80	104	67*	68*	75	67	35	65	22	14	15	72	22
Nov.	95	80	79*	105	86	72	50	16	33	14	16	20	119	48
Dec.	84	84	103	123	91	69	47	18	30	16	29	31	146*	84
Jahr:	1086	1080	1358	1407	1126	860	877	446	784	377	301	227	935	445

Tabelle III.

Winde im nordamerikanischen Waldgebiet.

Winter:	N	NE	E	SE	S	SW	W	NW
Gebiete des Ohio und Tennessee	8	7	5	9	12	**28**	16	16
Südatlantische Staaten	13	13	7	6	11	**18**	14	17
Mittelatlantische Staaten	9	12	5	6	7	14	19	**28**
Neu-England	9	11	4	7	7	14	15	33
Sommer:								
Gebiete des Ohio und Tennessee	7	11	7	9	11	**31**	12	11
Südatlantische Staaten	7	12	8	12	17	**26**	11	8
Mittelatlantische Staaten	8	10	6	11	14	**19**	16	15
Neu-England	5	10	8	10	12	**24**	14	16

Woeikof II, 35.

Tabelle IV.

Winde in der nordamerikanischen Prärie.

Winter:	N	NE	E	SE	S	SW	W	NW
Gebiet d. mittl. Missouri (Kansas und Nebraska)	**22**	8	6	9	15	12	18	20
Gebiet des Mississippi zw. 38° bis 43° NB.	9	8	5	15	12	13	14	**24**
Gebiet des oberen Mississippi . .	7	9	5	16	11	15	10	**26**
Indianerterritorium mittleres Texas	**20**	11	14	15	12	9	6	13
Sommer:								
Gebiet des mittleren Missouri . .	10	10	13	18	**26**	13	10	10
Gebiet des Mississippi zw. 38° bis 43° NB.	9	10	9	**22**	16	12	11	11
Gebiet des oberen Mississippi . .	6	11	7	**21**	13	**21**	10	12
Indianerterritorium	6	8	14	22	**27**	12	5	6
Mittleres Texas	3	6	11	**54**	17	6	2	1

Woeikof II, S. 33.

§ 3. **Klima und Vegetation in Russland.** Das südliche Russland ist von baumlosen Steppen eingenommen, welche im Norden und Westen durch immer zahlreicher werdende Baumgruppen und Gebüsche unter gleichzeitiger Annahme von Wiesencharakter allmählich durch Waldgebiete ersetzt werden, östlich und südöstlich hingegen dürftiger bewachsen werden und in die Kaspische Wüste übergehen. Südlich ist die Steppe durch das Schwarze Meer begrenzt.

Vielfach wurde die Frage erörtert, warum dieses ungeheure und fertile Steppengebiet des Baumwuchses entbehrt und das Fehlen des

letzteren in der Regel mehr auf geologische und geognostische als auf klimatische Ursachen zurückgeführt, obwohl Woeikof dieselben bereits ganz richtig betont hatte. Die russische Steppe besitzt nicht bloss ein typisches Grasflurklima, sondern dasselbe enthält baumfeindliche Elemente.[1])

Die Niederschläge in der russischen Steppe sind mässig. Sie sind dank ihrer Vertheilung, wie nachher gezeigt werden soll, für die Grasflur genügend, für kräftigen Waldwuchs aber unzureichend. Ihre Menge schwankt zwischen 37 und 47 cm jährlich, z. B. Pensa 46 cm, Ssimbirsk 44 cm, Ssamara 39 cm, Orenburg 43 cm, Kursk 43 cm, Lugan 37 cm, Margaritowka am Asowschen Meer 47 cm, Odessa 40 cm, Nikolajew 37 cm, Sewastopol 40 cm, Ssimferopol 44 cm. In den benachbarten, jetzt zum größten Theil der Cultur anheimgefallenen ursprünglichen Waldgebieten ist die jährliche Menge der Niederschläge stets, und meist beträchtlich, grösser, z. B. nicht weit von der Nordgrenze der Steppe: Kosmodenjansk 57 cm, Pinsk 61 cm. Die westlich von der Steppe gelegenen Waldgebiete sind noch regenreicher, z. B. beträgt die durchschnittliche jährliche Menge der Niederschläge in Oesterreich-Ungarn, nach Hann, 74 cm. Allerdings fehlt es nicht an einzelnen Punkten Mitteleuropa's an Orten, wo die Regenmenge 40 cm wenig übersteigt.

Solche Gehölze, wie sie in der winterkalten Zone vorkommen, sind alle tropophil und scheinen zu normalem Wuchs einer Minimalhöhe der Niederschläge von etwa 50 cm zu bedürfen. Bei geringen Mengen wird der Waldwuchs sehr dürftig. Wir haben allerdings in den warmen Zonen xerophile Wälder, trotz der viel höheren Temperatur, bei noch geringeren Niederschlägen wachsen sehen; xerophile Wälder haben sich aber in den winterkalten Zonen nicht ausgebildet, da es eines dazu geeigneten Klima's, nämlich eines ausgeprägt trockenen Sommers bei feuchtem Winter bedarf.

Ein anderes dem Baumwuchs noch viel ungünstigeres Element im Klima des Steppengebiets ist in den heftigen, trockenen Ostwinden gegeben.

Der auffallendste klimatische Unterschied zwischen Süd- und Nordrussland besteht nach Woeikof darin, dass ersteres während des Winters, sowie im Herbst und Frühjahr vorwiegend Ostwinde besitzt (NO, O); während das russische Waldgebiet, wie Mitteleuropa, das ganze Jahr hindurch ein Vorherrschen der Westwinde aufweist. Die Ostwinde sind aber trocken und wehen zu einer Zeit, wo der gefrorene Boden den Verlust der Pflanzen an Wasser nicht ersetzen kann.

---

[1]) Vgl. S. 188.

Dass trockene Winde zur Zeit, wo der Boden gefroren ist, den Bäumen weit mehr schaden als den niedrigen Gewächsen, geht aus unseren früheren Darlegungen (vgl. S. 183) zur Genüge hervor.

Während der Süd- und Westwinde ist die Luftfeuchtigkeit im Winter beträchtlich, so dass der Mittelwerth der letzteren für den ganzen Winter nicht gering ist.

Auch im Sommer ist zu grosse Lufttrockenheit ein dem Baumwuchs ungünstiges klimatisches Element. Trotz Vorherrschen der Westwinde ist in der Steppe bei klarem Wetter nach übereinstimmenden Angaben die Luft im Sommer äusserst trocken. Während dieser Zeit herrschen aber hohe, starke Transpiration bedingende Temperaturen.

Nach dem Gesagten trägt das russische Steppengebiet durchaus nicht den Charakter eines Waldklimas. Um so mehr ist sein Charakter als Grasflurklima ausgeprägt: Trockener Winter, feuchter Frühling und namentlich Frühsommer (Juni), milde Temperatur und Häufigkeit der Niederschläge während der Vegetationszeit.

Die Dürre im Spätsommer und Herbst tritt am Schluss der Vegetationszeit auf und ist daher ohne schädliche Wirkung.

Das mittlere und nördliche Russland hat ein weniger ausgeprägtes Waldklima als z. B. das atlantische Nordamerika und besitzt dementsprechend einen viel weniger üppigen Waldwuchs. Die Niederschläge sind weit weniger reichlich, namentlich während des Winters, die ungünstige Wirkung des letzteren Umstandes wird aber dadurch aufgehoben, dass im russischen Waldgebiet im Gegensatz zur Steppe, die Westwinde vorherrschen und, auch während des Winters, nicht die verheerende trocknende Wirkung besitzen, welche den Ostwinden zukommt. Dem russischen Waldgebiet kommt es auch zu Gute, dass sein Klima der Grasflur ungünstig ist, indem der Frühsommer relativ regenarm ist und die Niederschläge vornehmlich im Spätsommer und Herbst fallen.

Tabelle V.

Windrichtung in den Steppen Mittel- und Südrusslands zwischen dem 53° und dem Schwarzen Meere.

	N	NE	E	SE	S	SW	W	NW
Januar	9	13	21	15	9	10	11	11
Februar bis April	8	11	20	15	11	11	12	10
Mai	9	10	17	12	12	11	17	12
Juni bis Juli	11	10	14	10	10	11	20	15
August bis September	12	12	19	13	8	10	13	12
October	9	9	19	14	12	11	14	11
November bis Dezember	9	11	18	15	11	13	13	10

(Woeikof Klimate, II, 159.)

Tabelle VI.

Windstärke in der südrussischen Steppe.

a: 1 p. m., ungef. Zeit grösster Windstärke; b: 7 a. m. 9 p. m., Zeit geringster Windstärke.

	Nov. bis Febr.		März bis April		Mai bis August		Sept. u. Oct.	
	a	b	a	b	a	b	a	b
Nikolajew	5.3	4.4	7.1	4.8	5.3	3.5	4.8	2.6
Sebastopol	4.6	3.7	5.6	3.3	4.9	1.4	4.7	1.9
Lugan	5.9	4.4	6.4	4.3	6.5	2.5	7.1	2.7
Astrachan	5.2	3.9	6.2	4.0	5.3	3.0	5.6	2.9

(Woeikof, Klimate II. 165.)

	Winter:								Sommer:							
	N	NE	E	SE	S	SW	W	NW	N	NE	E	SE	S	SW	W	NW
Simferopol	7	15	31	17	6	6	10	8	7	15	31	17	6	6	10	8
Jekaterinoslaw	5	10	20	16	21	13	10	5	5	10	20	16	21	13	10	5
Lugan	7	14	23	9	8	12	21	5	7	14	23	9	8	12	21	5
Taganrog	9	14	25	10	10	9	16	7	9	14	25	10	10	9	16	7
Charkow, Poltawa, Woltschansk	5	12	22	8	9	14	18	12	8	10	15	7	6	15	24	16
Odessa	17	14	10	9	15	10	13	12	25	5	7	10	25	5	10	13
Nikolajew	13	24	7	10	18	13	5	13	18	17	2	7	14	10	7	11

(Woeikof, Klimate II, 161.)

Tabelle VII.

Mitteltemperatur in der südrussischen Steppe.

	Januar	März	April	Mai	Juli	Sept.	Oct.	Nov.
Lugan	—8.3	—1.8	8.6	16.7	22.8	15.8	8.2	1.4
Zaryzin	—10.4	—3.2	6.5	15.6	23.7	15.7	7.2	0.4
Jekaterinoslaw	—2.2	5.2	10.5	17.0	24.7	18.0	12.8	6.9
Odessa	—3.9	2.0	9.2	16.2	23.0	17.0	10.6	4.5

Julitemperaturen in denselben Breiten (45°—50°) Mitteleuropa's: Laibach 19,7; Graz 19,9; Wien (Land) 19,6; Genf 19,3; Stuttgart 18,8; Strassburg 19,2. Die Julitemperaturen der russischen Steppen zeigen sich nur in der ungarischen Tiefebene, also ebenfalls in einem Steppengebiet: Budapest 22,3; Debreczin 22,4; Szegedin 22,8; Pancsova 23,0. (Woeikof.)

Tabelle VIII.

Vertheilung der Niederschläge in der russischen Steppe verglichen mit Mitteleuropa (Zwischenklima) in Procenten).

	Jan.	Feb.	März	Apr.	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.
Centralrussisches Waldgebiet . . .	6	4	5	6	10	8	**14**	**12**	11	7	9	8
Uebergangssteppe:												
Ssamara	5	4	4	6	10	12	**14**	12	11	9	8	6
Orenburg	7	6	6	8	9	**13**	11	9	10	8	8	8
Kiew	5	5	6	8	9	11	**15**	10	9	8	6	7
Südrussische Steppe:												
Westlicher Theil . .	5	4	7	7	9	**13**	12	8	9	8	10	8
Oestlicher Theil . . .	5	5	6	7	12	**15**	13	9	8	6	9	6
Südliche Uebergangssteppe (Bessarabien) .	4	5	6	7	11	**16**	14	11	7	5	6	5
Gebiet der Balkanhalbinsel:												
Belgrad und Umgegend	7	6	8	6	9	12	8	11	7	6	**13**	6
Ungarische Steppe .	7	5	7	7	11	**13**	11	10	6	8	8	8
Mähren	5	5	7	7	11	12	12	**13**	7	7	7	7
Süddeutschland: (Württemberg, Nordbayern)	6	6	7	7	9	**12**	10	11	7	8	9	7

(Nach Woeikof.)

Tabelle IX.

Dauer der Dürreperioden in der russischen Steppe.

a mittlere Dauer des Zwischenraumes zwischen zwei Regen, b mittlere Dauer der aufeinander folgenden Regentage.

	Wladimir		Charkow		Ssamara		Orange	
	a	b	a	b	a	b	a	b
April . . .	4.5	2.1	3.5	2.0	5.4	—	3.0	2.0
Mai	4.6	1.8	3.0	2.2	4.2	—	3.4	1.8
Juni	2.8	2.3	2.5	2.0	3.5	—	4.9	1.6
Juli	3.0	1.8	3.9	2.0	3.4	—	5.2	1.3
August . . .	4.1	1.9	4.1	2.1	4.2	—	5.3	1.2
September . .	4.6	1.5	4.6	2.0	4.7	—	4.4	1.7
October. . .	4.0	1.8	3.8	1.8	—	—	3.6	1.9

Orange, im Mittelmeer-Gesträuchklima, wurde vergleichsweise herangezogen, um die schwächere Vertheilung der sommerlichen Niederschläge zu zeigen.

(Woeikof, Klimate, IV, S. 25 f.)

§ 4. **Das ungarische Tiefland.** Die Steppe des ungarischen Tieflands zeigt grosse klimatische Aehnlichkeit mit derjenigen Südrusslands. Hann erwähnt als charakteristisch für dieselbe dem umgebenden Waldgebiet gegenüber: Grössere Temperaturextreme, Einschränkung der frostfreien Zeit auf die eigentlichen Sommermonate, ein dürrer Sommer (d. h. Spätsommer) und Herbst und austrocknende Winde.

Genauere Daten über das ungarische Steppenklima bringt die Monographie Hunfalvy's:

In den beiden Becken (des Tieflandes) ist der Jänner der kälteste Monat, und die mittlere Temperatur sinkt überall unter 0° R. . . . Die mittlere Temperatur des Februars ist in den einzelnen Stationen um 1—3 Grad höher, steht aber an einzelnen Orten noch unter 0°. Die mittlere Temperatur des März steht um 3—4 Grad höher als die des Februars; im April, Mai und Juni steigt die Temperatur noch höher und erreicht im Juli (an einigen Orten im Juni oder August) das Maximum. Im September und October fällt die mittlere Temperatur nur mässig, desto rascher im November und December. In dem westlichen und südlichen Randgebiet ist der Jänner verhältnissmässig milder als im Tieflande, aber auch die Sommermonate sind weniger heiss, und die Temperatur des wärmsten und kältesten Monats beträgt bloss 16—19°, während sie im Tiefland 17—21° erreicht.

Im Durchschnitt beträgt die mittlere relative Luftfeuchtigkeit nach den einzelnen Jahreszeiten:

Tabelle X.

	Frühling	Sommer	Herbst	Winter	Jahr
Tiefland (Steppe) .	67.7	63.1	72.1	82.8	71.5
Randgebiet . . .	71.2	69.2	81.0	84.1	76.8
Oberland . . .	74.5	75.7	83.2	86.7	81.5
Siebenbürgen . .	69.9	72.6	76.5	87.3	76.6

Man sieht, dass die relative Luftfeuchtigkeit im Tiefland am geringsten, im Oberland am grössten ist. Im Tieflande sind aber besonders die durchschnittlichen Minima der Luftfeuchtigkeit sehr gering, wie folgende Uebersicht zeigt:

Tabelle XI.

	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dez.
Pressburg . .	54.8	53.0	37.8	22.2	27.2	29.8	30.2	24.8	32.5	39.7	53.4	56.9
Fünfkirchen .	51.0	63.0	53.0	39.0	39.0	36.0	34.0	31.0	39.0	45.0	53.0	41.0
Pest . . .	59.3	55.1	41.8	33.0	32.8	35.1	35.1	32.5	37.6	41.2	51.0	58.8
Ofen . . .	58.3	44.3	30.7	28.5	28.5	29.7	28.0	28.2	29.7	33.7	43.7	62.1
Szegedin . .	66.0	35.0	46.0	30.0	34.0	37.0	34.0	36.0	33.0	50.0	64.0	75.0
Panscova . .	54.0	42.0	20.0	28.0	20.0	26.0	21.0	22.0	23.0	32.0	40.0	46.0

Nach den an der Ofener Realschule angestellten Beobachtungen betrug die Verdunstung einer freien Wasserfläche im Jahre 1863 vom 26. Mai bis 31. December 699.55′ Par. Linien.

Die absolute und procentige Menge der Niederschläge in den einzelnen Monaten beträgt nach Hunfalvy (Monate in Linien, Jahr in Zöllen):

Tabelle XII.

	Frühling		Sommer		Herbst		Winter		Jahr
	abs.	%	abs.	%	abs.	%	abs.	%	abs.
Tiefland . .	54.72	25.1	63.80	29.6	56.59	26.4	41.46	18.8	17.96
Randgebiet .	96.60	24.5	107.42	27.2	110.87	28.1	79.89	20.2	35.22
Oberland .	61.72	21.3	111.69	39.5	59.40	20.7	54.15	18.4	23.99
Siebenbürgen	77.91	27.9	113.84	39.8	55.49	18.2	39.27	14.1	23.87

Also sind die Niederschläge im Tieflande bei weitem am geringsten.

Tabelle XIII.

Monatliche Regenmengen.

	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dez.
Tiefland	13.78	10.01	13.64	16.43	25.49	24.50	20.77	18.01	17.05	17.64	22.58	16.01
Randgebirge	21.99	26.97	19.47	44.10	39.66	37.47	30.00	36.74	32.74	42.69	46.03	44.26
Oberland	17.01	14.38	17.23	15.23	29.26	38.72	43.02	29.95	18.05	32.32	18.13	22.16
Siebenbürgen	11.30	13.29	18.33	23.61	35.88	43.33	39.65	20.85	21.53	16.45	18.26	14.68

Die grössten Regen fallen demnach im Tieflande während des Frühsommers (Mai, Juni), der Hauptvegetationszeit der Grasflur. Regenwind ist vornehmlich der südwestliche.

Durchschnittliche Anzahl der Regentage im Tiefland:

Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.
8.5	7.9	8.8	9.1	10.3	9.1	8.5	7.3	6.3	6.6	8.9	9.2

Jahr: 101.4.

Aus den allgemeinen klimatischen Angaben sei aus derselben Arbeit, theilweise wörtlich, folgendes entnommen: Der Gang der Temperatur ist, wie er in einem dem oceanischen Einfluss entrückten Binnenlande zu sein pflegt: sehr schwankend, schnell veränderlich und extrem. Der Winter ist im Allgemeinen strenge, doch sehr veränderlich. Bis Mitte Mai wechseln gewöhnlich warme Tage mit windigen und rauhen ab; Nachtfröste dauern bis April und Mai. Im Ganzen

genommen sind die trockenen und heissen Sommer häufiger als die feuchten und kühlen. In solchen heissen Sommern bleibt nun das Thermometer oft wochenlang auf 22—30° im Schatten stehen. Dann beginnt die schwüle Hitze schon des Morgens um 7—8 Uhr und dauert bis Abends 6—7 Uhr. Die Luft ist ausserordentlich trocken; kein Thautropfen labt die Vegetation.

Fast jeden Morgen erhebt sich ein Wind, der bis zum Abend gleichmässig weht. So vergehen Tage und Wochen. Die Blätter der Bäume und Gesträuche welken in Folge der grossen Hitze, Dürre und Ausdünstung ab, die Saaten vergilben, die Grasnarbe der Wiesen vertrocknet gänzlich . . . Die Winde sind im Tieflande häufig, und wehen oft andauernd und stark. Im Sommer steigern sie die Dürre, indem sie die Ausdünstung befördern. Besonders gilt dies von den östlichen, nordöstlichen und südöstlichen Winden.

Diese Schilderung, in welcher ich die wichtigsten Stellen durch gesperrten Druck hervorgehoben habe, gibt das Bild eines echten Grasflurklimas und gleichzeitig eines dem Baumwuchs ungünstigen Klimas. Als Grasflurklima ist dasselbe gekennzeichnet wie in Südrussland und Nordamerika, durch den trockenen Winter, feuchten Frühsommer, mässige Regenmenge, Häufigkeit der Niederschläge sowie milde Temperatur während der Vegetationszeit der Gräser. Dem Baumwuchs ungünstig sind wiederum die mässigen Niederschläge, der trockene kalte Winter, der trockenheisse Spätsommer, die heftigen Winde und die herrschende grosse Lufttrockenheit.

§ 5. **Das kalttemperirte Ostasien.** Das nordtemperirte Japan hat reichliche, zu allen Jahreszeiten, namentlich aber im Herbst und Frühwinter fallende Niederschläge. Das Klima ist ein Waldklima und dem entspricht der Vegetationscharakter; ähnlich wie Nord-Japan verhält sich Sachalin, wo das Niederschlagsmaximum jedoch entschieden herbstlich ist. Das nordöstliche China und das Amurland haben trockene Winter und niederschlagreiche Sommer; das Klima trägt den Charakter eines Grasflurklimas und thatsächlich sind natürliche Steppen und Wiesen in grosser Ausdehnung vorhanden. Das besonders baumfeindliche Element in Steppengebieten, das Wehen starker, trockener Winde im Winter, fehlt hier, denn der Winter ist sehr luftstill. Der Baumwuchs ist dementsprechend reichlicher, im überaus niederschlagarmen Ostsibirien in Form dürrer lockerer Coniferenwälder vorherrschend, während am Amur Grasfluren und Waldparcellen miteinander abwechseln. Welche klimatische oder edaphische Einflüsse im letzteren Falle für das Auftreten des einen oder des anderen Vegetationstypus maasgebend sind, ist zur Zeit eine ungelöste Frage.

Tabelle XIV.

Jährliche Periode des Regenfalls im aussertropischen Ostasien.[1])

	Ost-Sibirien 55° N, 111 L	Amurgebiet 50° N, 125 L	Ost-Küste 51° N, 138 L	Sachalin 50° N, 16? L	Jesso u. Nippon West-Küste 40° N, 14 L	Jesso u. Nippon Ost-Küste 39° N, 140 L	Jesso u. Nippon Süd 33½° N, 131 L	Korea 37° N, 128° L	Nordchina 29° N, 118 L
Januar . .	3	1	2*	5	8	4*	3	4	0*
Februar . .	2*	1*	2	4*	6	5	5	3*	1
März . .	2	1	3	6	6*	7	7	3	1
April . . .	3	4	6	6	6	7	13	7	3
Mai . . .	7	10	8	7	6	8	13	6	7
Juni . . .	14	15	10	7	6	9	**17**	13	14
Juli . . .	**23**	**23**	12	8	7	10	10	**20**	**33**
August . .	21	**24**	**21**	13	9	10	9	17	24
September .	11	13	16	16	11	15	11	14	11
October . .	6	4	11	12	12	11	6	4	3
November .	4	2	6	10	**13**	8	4	5	2
December .	4	2	3	6	10	6	2*	4	1
Jahr cm . .	27	44	49	54	137	130	175	110	53

Die wesentlichen Ergebnisse dieses Kapitels lassen sich in folgende Sätze zusammenstellen:

1) Die Gliederung der Vegetationsdecke ist im winterkalten Gürtel einfacher als in wärmeren Gürteln, indem ein Unterschied zwischen hygrophilen und xerophilen Wäldern kaum noch besteht und klimatische Gesträuchformationen — ausser im Hochgebirge — fehlen. Es stehen demnach nur Wald und Grasflur (letztere als Wiese oder Steppe, nie als Savanne) einander gegenüber.

2) Die zur Existenz des Waldes nöthige Höhe der Niederschläge ist jedenfalls nach Temperatur und Trockenheit des Sommers schwankend; in einem grossen Theile Europas dürfte sie ihre untere Grenze bei 50 cm, im sommerheissen Nordamerika wohl etwas höher besitzen. Elemente des guten Baumklimas sind ausserdem ein niederschlagreicher, windstiller Winter, in welchem namentlich bei starkem Frost trockene Winde nicht wehen, und das Fehlen trockenheisser Winde im Sommer.

3) Der Grasflur als Steppe scheint bei der Kürze der Vegetationszeit eine Regenmenge von 30—40 cm jährlich zu genügen, falls dieselbe vornehmlich im Frühjahr und Frühsommer in möglichst reicher Ver-

[1]) Hann l. c. Bd. III, S. 223.

theilung fällt. Die baumwidrigen klimatischen Factoren sind auf die Grasflur ohne Einfluss.

4) Unter 30 cm Regen, oder bei vornehmlich winterlichen oder auch gleichmässigen Niederschlägen, schon bei grösserer Höhe derselben wird der Vegetationscharakter wüstenartig.

Auswahl der Literatur.

Die allgemeinen klimatischen Charakteristiken stützen sich auf Hann's Handbuch der Meteorologie, 3. Aufl. Bd. III, sowie desselben Verfassers Atlas der Meteorologie, Gotha 1887, ferner, namentlich für Russland: Woeikof, Die Klimate der Erde. Jena 1887.

Hann, J. I. Handbuch der Klimatologie. 2. Aufl. 3 Bde. 1897.
— II. Die Vorschläge zur Milderung der Sommerdürre in Ungarn. Zeitschr. d. österr. Gesellsch. f. Meteorologie. Bd. II. 1867.
Hunfalvy, J. Die klimatischen Verhältnisse des ungarischen Ländercomplexes. Ibid. id.
Peschel, O. Physische Erdkunde. 2. Aufl. 1883.
Woeikof. Die Klimate der Erde. Jena 1887.

VII. Die Waldformationen der kalttemperirten Gürtel.

1. Allgemeine Oekologie des Sommerwaldes. § 1. Einleitung. Tropophiler Charakter des Waldes in den kalttemperirten Gürteln. Nadelwald und Laubwald. — § 2. Der winterkahle Laubwald. Vergleich mit dem Regenwald. Ueppige Entwickelung an Gewässern. Lichtwirkungen. Unterholz. Lianen. Fehlen oder Seltenheit höherer Epiphyten. Optimale Beleuchtung der Schattenflora. Lichtbedürfniss von Hepatica triloba und anderen Schattenpflanzen. Structur der Bäume. Ihre Zweigordnung, ihre Blätter. Vergleich der Bäume mit denjenigen xerophiler tropischer Gehölze. Structur der Sträucher. — § 3. Der Nadelwald. Beleuchtung. Xerophile Structur der Bäume. Tropophile Lebensweise. Immergrüne Laubhölzer. **2. Specielle Darstellungen.** § 1. Nordamerika. Gliederung des nordamerikanischen Waldes nach Sargent. Der subpolare oder nördliche Waldgürtel. Der atlantische und der pacifische nördliche Wald. Die pacifischen Wälder sind Nadelwälder. Der pacifische Küstenwald. Nördlicher Theil desselben. Wald der Sierra Nevada. Sequoia gigantea. Der pacifische Binnenwald. Dürftiger Charakter. Atlantische Wälder. Provinz der Weymouthkiefer. Oekologischer und floristischer Charakter. Der sommergrüne Laubwald des Mississippi und der atlantischen Ebene. Die Waldungen von Nord-Carolina nach W. W. Ashe. — § 2. Europa. Urwälder in Böhmen nach Göppert. Wald an den östlichen Gestaden des Schwarzen Meeres. — § 3. Sibirien und Ostasien. Vergleich des sibirischen Waldes und des subpolaren nordamerikanischen Waldes. Physiognomie des sibirischen Waldes nach Middendorff. Ostasiatische Wälder in Kamtschatka, am Amur, auf Sachalin. Die Sommerwälder Japan's nach Rein und Mayr. — § 4. Die Wälder Feuerlands. Ihr Charakter nach Dusèn.

1. Allgemeine Oekologie des Sommerwaldes.

§ 1. **Einleitung.** Im Gegensatz zu den Wäldern der warmtemperirten Gürtel stellt in den kalttemperirten Gürteln die Winterkälte einen ganz wesentlichen Factor in der Oekologie des Waldes dar. Die Kälteperioden sind, ähnlich wie regenlose Perioden, Zeiten des Wassermangels für die Vegetation, während die Wärmeperioden, im Gegensatz zu denjenigen des grössten Theils der warmtemperirten Gürtel, namentlich in Anbetracht der mässigen Temperatur und der während des Winters im Boden angesammelten Wasservorräthe, durch grosse

Feuchtigkeit ausgezeichnet sind. Der Abwechselung physiologisch trockener und feuchter Perioden entspricht, ähnlich wie in tropischen Gebieten mit trockenen und nassen Perioden, ein abwechselnd xerophiler und hygrophiler Charakter des Waldes; letzterer ist typisch tropophil. Wegen der hervorragenden ökologischen Bedeutung der Sommerwärme soll der kalttemperirte tropophile Wald Sommerwald genannt werden.

Die Wälder der winterkalten Gürtel sind allgemeiner als diejenigen wärmerer Zonen in Nadelwälder und Laubwälder differenzirt; doch fehlt es, namentlich in Nord-Amerika, nicht an Mischwäldern und die gegenwärtige scharfe Trennung ist manchmal, namentlich in Europa, auf bewusste Eingriffe des Menschen zurückzuführen. Im Grossen und Ganzen nehmen die Nadelwälder die kälteren, die Laubwälder die mittleren Gebiete ein; letztere sind demnach vornehmlich im Süden sowie im Bereich des Seeklimas, erstere im Norden sowie in höheren vertikalen Regionen vertreten, doch giebt es von dieser Regel viele Ausnahmen, die theils durch die Beschaffenheit des Bodens, theils durch Eigenthümlichkeiten bestimmter Arten bedingt sind. So findet man in den Laubholzgebieten Kiefernwälder auf Sand- und Torfboden, während Birkengehölze den Nadelwald sowohl in horizontaler wie in vertikaler Richtung überschreiten können.

§ 2. **Der winterkalte Laubwald.** Auch auf der Höhe der Vegetationszeit ist das vom sommergrünen Laubwalde gebotene Bild von demjenigen des immergrünen, namentlich des Regenwaldes, sehr verschieden. Von oben betrachtet, breitet er sich als beinahe gleichmässige rein grüne Fläche aus, im scharfen Gegensatz zum reich nüancirten, vorwiegend düstern Dache des Tropenwaldes. Das Profil ist niedriger, ruhiger, regelmässiger, indem die Bäume des Oberholzes in Höhe und Verzweigung weniger ungleich sind.

Herrscht im Innern des Regenwaldes meist Ueberfüllung, so bietet häufiger dasjenige des sommergrünen Waldes ein Bild der Leere. Das Unterholz fehlt bei dichtem Bestande der Bäume oft ganz und zeigt nur in lockeren Beständen oder am Waldrande einige Ueppigkeit; doch gestattet es stets freien Einblick in das Innere. Anstatt der fünf Stockwerke des tropischen Regenwalds sind hier deren höchstens drei vorhanden, zwischen den Stämmen etwas Gesträuch, zwischen diesem einige Bodenkräuter und Moose. Die üppigsten, hochstämmigsten Wälder jedoch bestehen meist wesentlich nur aus Bäumen. Unterholz fehlt oder ist dünn gesät und der vom verwesenden Abfall des Laubdachs bedeckte Boden ernährt, wenigstens während des Sommers, nur spärlich Kräuter, Farne und Moose, welchen, beim Herannahen des Herbstes, die Schaar der Hutpilze sich zugesellt. Das Frühjahr ist allerdings durch einen reicheren, aber vergänglichen Blüthenflor ausgezeichnet.

Die Lianen, diese nie fehlenden Bestandtheile aller Regenwälder, sind, mit Ausnahme von Japan, im winterkalten Walde selten, zudem klein und wenig verschiedenartig. Noch mehr tritt die epiphytische Vegetation zurück. Die Baumrinde trägt nur einzelne kleine Moose und Flechten, im tiefsten Schatten aber höchstens einen zarten Anflug von Soredien.

In lockeren Beständen oder am Waldsaum, überall da, wo das Licht mehr Zutritt erhält, werden die Lücken auch mehr ausgefüllt. Vornehmlich ist dieses der Fall am Rande der Gewässer, wo dem belebenden Einflusse des Lichtes derjenige grosser Feuchtigkeit hinzukommt. Hier bildet das strauchige Unterholz Dickichte; Epheu, Giftsumach und andere, allerdings meist dünnstämmige Holzlianen wachsen an Baumstämmen empor, andere durchziehen das Gesträuch und die Baumrinde bedeckt sich mit Moospolstern. Doch wird auch bei grosser Feuchtigkeit und rasches Wachsthum begünstigender Sommerwärme die Ueppigkeit der Regenwälder nicht erreicht, wenn auch die in beider Hinsicht begünstigten Sommerwälder Japans denselben näher treten. Die Kürze der warmen Perioden, die Winterkälte mit ihren trocknenden Wirkungen, setzen der Entfaltung der Vegetation engere Schranken als im immerfeuchten Regenwalde.

Die Bedeutung der Waldbeleuchtung geht schon aus der Zunahme der Schattenvegetation bei abnehmender Dichtigkeit des Oberholzes hervor; zum gleichen Ergebniss führt auch der Vergleich zwischen der kargen Schattenflora des Sommers und dem relativ üppigen Frühlingsflor oder zwischen dem zeitweise lichten Laubwald und dem immer dunkelen Nadelwalde. Der viel grössere Reichthum der Schattenvegetation in warmen Zonen ist theils direkt auf ihre höheren Lichtintensitäten, theils aber auf die von Wiesner festgestellte Thatsache zurückzuführen, dass das Lichtbedürfniss der Pflanzen mit abnehmender Wärme steigt, so dass ein und dieselbe Art im warmen Klima noch in tiefem Schatten, im temperirten Klima nur an hellen Standorten gedeiht.

Wiesner hat die besonders wichtige geringste Lichtintensität für verschiedene sommergrüne Laubbäume zu Wien, Mitte Mai bis Mitte Juli, festgestellt und u. a. folgende Zahlen für geschlossene Bestände gefunden:

	L (min.)	I (max.)
Fagus silvatica	$^1/_{60}$	0.021.
Aesculus Hippocastanum	$^1/_{57}$	0.023.
Quercus pedunculata	$^1/_{26}$	0.050.
Fraxinus excelsior	$^1/_{5 \cdot 8}$	0.224.

So steht, wie im Regenwalde, auch im Sommerwalde die Vegetation im Banne der Beleuchtung. Doch besteht hier der Kampf ums Licht meist nicht, wie dort, in einem Wettbewerb kräftiger Organismen

unter sich, in welchem sogar die Hochbäume durch kleine Gewächse besiegt werden, sondern nur in Anpassungen an das ungünstige Lichtklima. An besonders begünstigten, hellen Stellen allein machen sich Concurrenten den Raum streitig. Der grössere Theil des Waldbodens gehört demjenigen, der sich auf demselben überhaupt entwickeln kann.

Zur Entfaltung eines reichen Unterholzes ist in den Wäldern der hohen Zonen das Licht zu schwach, zum Erklettern der Bäume nach dem Lichte hin ist die Feuchtigkeit zu gering. Nur in den sehr feuchten Sommerwäldern Japan's, wo der Winter milder ist, erreichen einige Lianen ähnliche Dimensionen wie in Regenwäldern; den sommergrünen Wäldern fehlt sonst die Vereinigung grosser Wärme und grosser Feuchtigkeit, welche der jungen Liane das schnelle Emporschiessen bis zum Laubdache ermöglicht und die trocknende Wirkung des Winters würde den zarten und langen Stengel rasch vernichten. Lianen zeigen sich daher in Europa und Nordamerika nur in lichten Gehölzen oder am Waldsaume.

Noch weniger als die Lianen sind in den winterkalten Wäldern jene vollkommensten Erzeugnisse des Kampfes ums Licht, die Epiphyten entwickelt. Man findet wohl hie und da in den Höhlungen alter Stämme, an den Ufern der Gewässer, Kräuter und kleine Sträucher, deren Samen durch den Wind oder durch Vögel dorthin getragen worden sind.[1]) Epiphyten aber, d. h. an die Lebensweise auf anderen Pflanzen angepasste Gewächse, entwickeln sich daraus nicht. Die Tiefe des von ihnen beanspruchten Substrats, ihre Beschränkung auf die Nähe der Gewässer zeigen, dass es ihnen, um Epiphyten zu werden, an der immer von Dampf gesättigten Luft, die sich Nachts als Thau niederschlägt und an den beständig hohen Temperaturen gebricht, welche zu jeder Zeit die Verwerthung des spärlichen, aber häufig erneuerten Wasservorraths des Substrats ermöglicht. Nur wenige Epiphyten haben sich aus den tropischen Regenwäldern bis in die Sommerwälder der winterkalten Gebiete hinausgewagt, nämlich Malaxis japonica in den feuchten Wäldern Japan's, Polypodium incanum und Tillandsia usneoides in Nord-Amerika, sämmtlich Formen, die sich in der Heimath an lange Perioden der Trockenheit angepasst hatten, und daher auch die trocknenden Wirkungen des Winters zu ertragen vermögen. Meist nur Moose und Flechten haben auf der Rinde von Stamm und Aesten der Bäume eine Heimath gefunden, Organismen, die Monate lang in ausgetrocknetem, bezw. gefrorenem Zustande fortexistiren und Niederschläge gierig durch ihre ganze Oberfläche aufsaugen.

Die kleineren Gewächse des Bodens, Sträucher, Kräuter, Moose

---

[1]) Wittrock l. c.

besiedeln diejenigen Stellen, die ihnen genügendes Licht bieten, wobei ihre Ansprüche theilweise ungleich sind, und nutzen die Frühjahrsmonate, in welchen die Beleuchtung einigermaassen günstige Bedingungen bietet, nach Möglichkeit aus. So ergrünen die meisten Sträucher vor den sie beschattenden Bäumen; nur solche verzögern ihre Laubentwickelung, die dazu nur einer sehr mässigen Beleuchtung bedürfen (Cornus sanguinea). Viele Stauden durchlaufen während dieser kurzen Zeit den Cyclus ihrer oberirdischen Entwickelung und leben nach Vollendung des Laubdaches nur noch in ihren unterirdischen Theilen fort (z. B. bei uns Anemone, Adoxa, Corydalis etc.). Entschiedene Schattenpflanzen grünen dagegen weiter, je nach dem Grade ihrer Fähigkeit, auch bei schwacher Beleuchtung zu assimiliren, denn die Assimilation bleibt, nach Vollendung des Laubdaches, die einzige wichtige Lichtwirkung. So verhalten sich bei uns z. B. Farne, Oxalis acetosella etc. Hemisaprophyten gehören zu den gegen Beleuchtung genügsamsten grünen Gewächsen und blühen sogar im Hochsommer z. B. Arten von Pirola, Goodyera, Listera cordata, Corallorhiza. Holosaprophyten, wie Monotropeen, Epipogum, zahlreiche Pilze, und die meisten Parasiten des Waldes, wie Lathraea und Clandestina kommen im tiefsten Schatten fort.

So ungünstig die Bedingungen der Beleuchtung im Waldesschatten erscheinen, so entsprechen sie doch für die Mehrzahl seiner charakteristischen Gewächse, namentlich für die Bodenkräuter, dem Optimum. Zwar findet man manchmal im tiefsten Schatten einen leichten Anflug von Gräsern und anderen verkümmerten Pflänzchen, die nicht zur Blüthe kommen und dadurch, sowie durch ihr ganzes Aussehen bekunden, dass zu ihrer Entwickelung mehr Licht nothwendig wäre; zwar bleiben die wenigen Bäume, die aus den Samen des Oberholzes hervorgehen, zwerghaft, bis eine Lücke im Laubdache mehr Licht durchlässt. Aber die Pflanzen, die wir namentlich im Frühjahr, bei aller Zartheit doch gesund aussehend, blühend und fruchtend beobachten, befinden sich da unter ihren optimalen Bedingungen. Allerdings sind sie auf die Stelle beschränkt, wo sie dieselben vorfinden und fliehen daher den tiefsten Schatten. So hat Wiesner, dem wir werthvolle Untersuchungen über die Vegetation im Schatten verdanken, nachgewiesen, dass der Lichtgenuss von Hepatica triloba an ihren natürlichen Standorten der zweckmässigsten Beleuchtung entspricht. Erhöhung wie Verminderung dieser optimalen Lichtintensität ruft eine Reduction der Blätter hervor, die sich an natürlichen Standorten niemals zeigt.

Zur Zeit, wo Hepatica triloba ihre Blätter und Blüthen entwickelt, ist der Buchenwald noch entlaubt und daher auch der Boden relativ stark beleuchtet; die Pflanze blüht bei L $1/1{,}8$—$1/6$, gewöhnlich bei $1/2$—$1/3$ (I max. = 0.499—0.333; I med. = 0.242—0.166). Während der etwas später (Mitte April) stattfindenden Blattentwickelung ist der Wald noch wenig belaubt; die

Lichtintensität des Buchenschattens beträgt um diese Zeit $^1/_3$—$^1/_8$ (I max. = 0.123—0.329; I med. = 0.062—0.171). Herangewachsen findet man die Blätter normal und functionirend bis L $^1/_{15}$ und darunter; im äussersten Falle, aber nicht mehr assimilirend und verkümmert, bei L $^1/_{27}$ (I max. = 0.036).

Aus den Versuchen Wiesner's über die Einflüsse der Beleuchtung auf Entwickelung der Hepatica entnehmen wir folgende Daten:

Bei L = 1 (I max. = 1.250; I med. = 0.598) entwickelten sich derbe hellgrüne Blätter, welche im Durchschnitte folgende Dimensionen hatten:

Blattstiel	29 mm.
Länge der Spreite	18 mm.
Breite der Spreite	29 mm.

Bei L = $^1/_6$ (I max. = 0.317; I med. = 0.167) entwickelten sich Blätter von durchaus normaler Grösse und normalen Abmessungen:

Blattstiel durchschnittlich	108 mm.
Länge der Spreite	37 mm.
Breite der Spreite	60 mm.

Bei L = $^1/_8$ (I max. = 0.158; I med. = 0.082) desgleichen, nämlich:

Blattstiel durchschnittlich	100 mm.
Länge der Spreite	34 mm.
Breite der Spreite	55 mm.

Bei L = $^1/_{15}$ (I max. = 0.066; I med. = 0.038) waren schon die Blattstiele sichtlich überverlängert und die Spreiten reducirt.

Höchst auffallend war der etiolirte Charakter der Versuchspflanzen bei L = $^1/_{25}$ (I max. = 0.039; I med. = 0.019), indem der Blattstiel eine Länge von 145 mm erreichte, die Lamina aber im Durchschnitt bloss 22 mm lang und 32 mm breit war; die Oberseiten der blassgrünen Blätter waren stark concav.

Im Dunkeln hatten die Blattstiele eine durchschnittliche Länge von 174 mm erreicht, während die Abmessungen der chlorophylllosen Lamina bloss 11 bezw. 17 mm betrugen.

Demselben Autor entnehmen wir noch folgende Angaben über die Beleuchtungsbedingungen der Schattenkräuter mitteleuropäischer Wälder:

Cynanchum Vincetoxicum. Wächst im Freien bei L = $^1/_{1 \cdot 5}$—$^1/_{33}$ (L max. = 1—0.045); bei $^1/_{30}$—$^1/_{33}$ schon deutlich verkümmert. Blüht bei L = $^1/_{1 \cdot 5}$—$^1/_{22}$ (L max. = 1—0.068); bei $^1/_{20}$—$^1/_{22}$ ist sie schon armblüthig.

Convallaria multiflora. Blattentwickelung bei L = $^1/_{1 \cdot 8}$—$^1/_8$. Blüthe bei L = $^1/_{10}$—$^1/_{14}$.

Prenanthes purpurea. Ueppiges Wachsthum und Blühen bei L (med) —$^1/_{18}$ (L med = 0.099—0.033). Bei L (med) = $^1/_{20}$—$^1/_{30}$ (I med = 0.055—0.037) mit verkümmerten oder ohne Blüthen.

Corydalis cava: $2^1/_2$—$^1/_4$. Anemone nemorosa: L (med) reicht bis $^1/_5$; I med = 0.089. Nur bis L med = $^1/_{3 \cdot 8}$ ist die Pflanze üppig, bei L = $^1/_5$ tritt sie schon spärlich und nicht mehr kräftig entwickelt auf. Sisymbrium Alliaria L $^1/_3$—$^1/_{11}$.

Wie das Gesammtbild des Waldes, ist auch das Bild seiner einzelnen Bestandtheile, soweit es sich in nachweisbarem Zusammenhange mit dem Klima befindet, von den entsprechenden Erscheinungen im Regenwalde abweichend. Die sommergrünen Bäume zeigen in dem Verbande des xerophilen Habitus ihrer perennirenden Glieder mit dem hygrophilen ihres Laubes typischen tropophilen Charakter. Stämme und Aeste sind von einer dicken Korkhülle, die im Alter durch Borkenbildung tiefrissig wird, bedeckt; die Dauerknospen sind in harten schuppigen Niederblättern eingeschlossen und ausserdem häufig von Gummi oder Harz überzogen. Im Gegensatz zu diesen Schutzvorrichtungen gegen winterliche Transpiration sind die Blätter zarter als diejenigen der hohen Bäume im Regenwalde; sie besitzen eine dünne Cuticula, dünnwandige Mesophyllzellen, wenig oder kein Sklerenchym, ein reich entwickeltes System luftführender Intercellularen, oberflächliche Spaltöffnungen. Allerdings ist an sonnigen Standorten das Laub durch geringere Fläche und grössere Dicke, durch stärkere Entwickelung der Cuticula, schwächere Ausbildung der Intercellularen besser gegen Transpiration geschützt als das Schattenlaub.[1]) Doch stellen sich die Blätter stets senkrecht zur Richtung des stärksten mittleren Lichteinfalls, anstatt demselben durch schiefe oder parallele Stellung, wie in wärmeren Gebieten, auszuweichen.[2])

Diesen Unterschieden von den tropischen und subtropischen Bäumen tritt als weitere Eigenthümlichkeit der Bäume winterkalter Zonen ihre viel reichere Verzweigung hinzu. Während sie bei den ersteren die Zweigordnungszahl 5 selten überschreitet, sind bei temperirten Bäumen und Sträuchern Zweige des 6. und 7. Grades häufig und solche des 8. nicht seltene Erscheinungen. Unverzweigte Bäume sind in winterkalten Ländern unbekannt.

Maximalhöhe der Zweigordnungszahl bei Bäumen des winterkalten nördlichen Gürtels, nach Wiesner.

Laubbäume.

Gleditschia triacanthos	5
Populus alba	5
Aesculus hippocastanum	6
Quercus pedunculata	7
Robinia Pseudacacia	7

[1]) Stahl. [2]) Wiesner.

Ulmus campestris	7
Fraxinus excelsior	7
Betula alba	7
Carpinus betulus	8
Fagus silvatica	8

Laubsträucher.

Caragana arborescens	2—3
Cornus sanguinea	4
Sambucus nigra	6
Viburnum Lantana	6
Ligustrum vulgare	7
Syringa vulgaris	7

Nadelbäume.

Larix decidua	3—4
Abies excelsa	5
Pinus Laricio	5
Taxus baccata	8

Umgekehrt schwankt die Blattgrösse der Holzgewächse zwischen weit engeren Grenzen als bei tropischen Regenbäumen und bleibt im Allgemeinen weit unter den bei letzteren gewöhnlichen Dimensionen. Solche Blätter wie die der Platane und Rosskastanie sind in winterkalten Gebieten eine aussergewöhnliche Erscheinung, im tropischen Regenwalde würden sie ungefähr dem Durchschnitte entsprechen und von den Blättern vieler Arten weit übertroffen werden. Die Blattgestalten der sommergrünen Gehölze sind sehr verschiedenartig; doch treten gefiederte Formen zurück (Fraxinus, Sorbus, Robinia, Juglans, Negundo etc.). Die Behaarung ist meist schwach entwickelt oder fehlt, ausser an ganz jungen Blättern, wo sie als Transpirationsschutz häufiger auftritt (Buche etc.).

Plankengerüste an der Basis der Baumstämme sind auf nassem Boden hier und da angedeutet, z. B. bei der Pyramidenpappel; sie erreichen niemals bedeutende Entwickelung. Cauliflorie kenne ich im winterkalten Gebiete nicht; Ramiflorie nur bei einem Strauche, Cercis canadensis.

Während beim Vergleich zwischen den sommergrünen Bäumen der winterkalten Gebiete mit den Bäumen des tropischen Regenwaldes die Unterschiede mehr in die Augen fallen als die Aehnlichkeiten, sind letztere beim Vergleiche mit den laubabwerfenden Bäumen xerophiler Tropengewächse vorherrschend. Hier sind die Stämme ebenfalls niedriger und relativ dicker als im Regenwalde, ohne Plankengerüst, von dicker schuppiger Borke bedeckt und mit scharfen Jahresringen im Holze versehen; die Verzweigung ist reicher; die Knospen sind von harten Schuppen umhüllt; die Blätter sind kleiner; Cauliflorie ist sehr

selten. Kurz, ein solcher xerophiler Tropenbaum besitzt — abgesehen von extremen früher besprochenen Fällen — ein ähnliches klimatisches Gepräge, wie etwa eine Eiche oder ein Apfelbaum; der einzige Unterschied ist die xerophile Blattstructur. Der Vergleich zeigt also, dass nicht die Verhältnisse der Temperatur, sondern solche der Feuchtigkeit die erwähnten, von der systematischen Verwandtschaft unabhängigen Aehnlichkeiten und Unterschiede hervorgerufen haben. Die Borke unserer Bäume, die Schuppen ihrer Knospen bilden weniger einen Schutz gegen die Kälte an sich, als gegen die Transpiration, zu einer Zeit, wo Ersatz aus dem Boden wegen dessen zu tiefer Temperatur unmöglich ist.

Die Sträucher und jungen Bäume des Unterholzes, die Kräuter des Bodens haben das typische Gepräge von Schattenpflanzen. In der horizontalen Verzweigung im Walde wachsender junger Ulmen und Buchen erblickt Wiesner den Ausdruck des Strebens nach möglichst vollem Lichtgenuss. Die Axen der Kräuter sind langgestreckt, die Blätter sind dünn und zart; ihre sattgrüne Färbung ist theils dadurch, dass ihr Chlorophyll nicht zerstört wird, theils durch das Vorhandensein des letzteren in der Epidermis bedingt. Die grossen Intercellularräume des Mesophylls, die dünne Cuticula, die zahlreichen Spaltöffnungen weisen auf grosse Luftfeuchtigkeit hin.

§ 3. **Der Nadelwald.** Die stets aus Nadelbäumen bestehenden immergrünen Sommerwälder besitzen, entsprechend der noch schwächeren Beleuchtung des Bodens, eine noch ärmere und mehr gleichförmige Nebenvegetation als die Laubwälder. Ihr Laubdach absorbirt allerdings das Tageslicht etwas weniger als die breitblätterigen Kronen der Buchen und Eichen, aber die der Bodenvegetation zu Gute kommende helle Frühjahrsperiode geht dem Nadelwalde ab. In Folge dieses Wechsels erscheinen im Laubwalde manche Gewächse genügsamer in Bezug auf Beleuchtung als im Nadelwalde, mit seinem zwar durchschnittlich helleren, aber immerdauernden Lichtschirme. So fand Wiesner die Leberblume noch am Grunde der Buchenstämme bei einer Lichtintensität von $^1/_{15}$, während sie im Kiefernwalde bei $^1/_{11}$ nicht mehr fortkommt, eine Folge des Umstandes, dass im Frühjahr der Schatten des Hauptstammes der Buche $^1/_6$ anstatt $^1/_{15}$ wie im Sommer beträgt.

Im Uebrigen kann das im Vorhergehenden von der Schattenvegetation der Laubwälder Gesagte auf die Nadelwälder übertragen werden. Zahlreiche Einzelheiten bringen die folgenden Einzeldarstellungen.

Die Nadelbäume selbst unterscheiden sich von den sommergrünen Laubbäumen ökologisch wesentlich durch die xerophile Structur und entsprechend geringere Transpiration ihrer Blätter. (Vergl. S. 179.) Dennoch ist es keineswegs angängig, dieselben, wie Warming es gethan,

deswegen zu den Xerophilen zu rechnen. Wohl passt letztere Bezeichnung bis zu einem gewissen Maasse für mehrere Pinus- und Juniperus-Arten des trockenen Sand- und Steinbodens, wo die Xerophilie durch edaphische Einflüsse bedingt ist, dagegen nicht für die meisten Abies-Arten, unsere Tannen und Fichten z. B., welche an Feuchtigkeit ebenso hohe Ansprüche als breitblätterige Laubhölzer stellen und nach ihrer ganzen Lebensweise zu den Tropophilen gehören. Uebrigens haben die jungen Sprosse, im Gegensatz zu denjenigen echter Xerophilen, nur schwache Schutzmittel gegen Transpiration.

Es wurde an anderer Stelle erwähnt, dass die xerophile Structur der Coniferen eine erbliche Eigenthümlichkeit darstellt, welche den gegenwärtigen Existenzbedingungen nicht immer zu entsprechen scheint. Dieser letztere Satz bezieht sich jedoch wesentlich nur auf gewisse Standorte in den Tropen, z. B. auf Java und Sumatra. Ein tropophiler Baum der Gebiete mit kalten Wintern muss in seinen perennirenden Theilen xerophile Structur besitzen; ist derselbe sommergrün, so wird sich letztere auf Axen und Knospen beschränken, ist er dagegen wintergrün, so bedürfen auch die Blätter eines energischen Transpirationsschutzes für die Wintermonate. Dementsprechend nähern sich die Nadeln der Lärche in ihrer histologischen Structur mehr als diejenigen der Tannen und Fichten an den hygrophilen Typus sommerlicher Laubblätter. Der kleine Rest von xerophiler Structur muss bei ihr als eine erbliche, mit den jetzigen Existenzbedingungen in Widerspruch stehende Eigenthümlichkeit betrachtet werden.

Wie die Mehrzahl der Nadelhölzer sind auch die immergrünen Laubhölzer der winterkalten Gebiete, mit wenigen Ausnahmen in ihren Existenzbedingungen durchaus tropophil. Epheu und Stechpalme z. B. gedeihen am besten in feuchter Luft und erreichen dementsprechend ihre stattlichsten Dimensionen in Europa an den Küsten des atlantischen Oceans, vornehmlich im westlichen England, wo der berühmte Wald von Dean zum grossen Theile aus prächtigen Ilex-Bäumen besteht. Trotzdem ist das Laub aller dieser Holzgewächse ausnahmslos xerophil, nach dem Sklerophylltypus gebaut (Fig. 28, S. 25).

2. Specielle Darstellungen.

§ 1. **Nordamerika.** Das ausgedehnteste und am reichsten gegliederte Sommerwaldgebiet ist dasjenige Nord-Amerika's und dasselbe ist trotz bereits weit fortgeschrittener Verheerung noch hinreichend erhalten, um, im Gegensatz zu den alten Culturländern, ohne Mitwirkung unsicherer Hypothesen, in seiner ursprünglichen Physiognomie reconstruirt werden zu können. In meisterhafter Weise ist eine solche Dar-

stellung durch den hervorragendsten Kenner des nordamerikanischen Waldes, Sargent, gegeben worden, dessen Arbeit die folgenden Ausführungen, wo nicht anders bemerkt, im Wesentlichen entnommen sind (vgl. Karte IV).

Ein breiter Streifen von Nadelhölzern, der den ganzen Continent in südost-nordwestlicher Richtung von dem Süden der Halbinsel Labrador nach Alaska durchzieht, stellt den nördlichsten Wald dar, dessen nördliche Grenze mit derjenigen des Baumwuchses überhaupt zusammenfällt. Dieser subpolare Wald ist licht und dürftig, seine Bäume erreichen



Fig. 306. Aus dem pacifischen Küstenwald, nörd. Theil. Wald in Sitka, Süd-Alaska. Rechts: Tsuga Mertensiana. Links: Chamaecyparis nutkaensis? Nach einer Photographie.

in Folge der Kürze der Vegetationszeit, der niedrigen Temperatur derselben und der mässigen jährlichen Niederschläge niemals stattliche Dimensionen. Im Gegensatz zu den südlicheren Theilen des nordamerikanischen Waldes sind die Baumarten wenig verschiedenartig. Die Schwarz- und die Weissfichte (Picea nigra und P. alba) herrschen vor. Laubbäume zeigen sich beinahe nur in Thälern, wo Pappeln, Zwergbirken und Weiden auftreten. Der subpolare Waldstreifen zeigt in seiner ganzen Breite das gleiche ökologische Gepräge; dagegen zeigt die floristische Zusammensetzung im östlichen und westlichen



Fig. 307. Aus dem Walde der Sierra Nevada (Californien). Pinus Lambertiana (Zuckerkiefer). Im Hintergrunde rechts: Abies concolor.

Theile einige Unterschiede, so dass, mit Sargent, ein atlantischer und ein pacifischer nördlicher Wald unterschieden werden können.

Der subpolare Wald setzt sich nicht als zusammenhängende Fläche nach Süden fort, sondern in Form breiter Streifen, die durch weite Grasflur- und Wüstengebiete von einander getrennt sind. Die südliche Fortsetzung des pacifischen nördlichen Waldes ist, wie der letztere, von Nadelhölzern gebildet und stellt Anfangs ein über ungefähr zwei Längsgrade sich erstreckendes Band dar, das südlich des 52. Grades durch das Wüstengebiet des Great Basin in einen westlichen und einen östlichen Streifen gespalten wird. Doch zeigt sich schon lange vor dieser Spaltung ein deutlicher floristischer und ökologischer Unterschied zwischen dem pacifischen Wald der Küste und demjenigen des Binnenwalds (B u. C auf der Karte).

Der pacifische Küstenwald ist in Britisch Columbien, Washington und Oregon, zwischen dem 60. und dem 43. Breitegrad, namentlich aber südlich vom 51. „der üppigste, wenn auch nicht mannigfachste des Continents". Die Douglas-Tanne (Pseudotsuga Douglasii), die Sitka-Fichte (Picea sitchensis Bong.), die Hemlocktanne (Tsuga Mertensiana Carr.), (Fig. 306), die Alaska-Ceder (Chamaecyparis nutkaensis) und die rothe Ceder (Thuja gigantea) erlangen hier riesige Dimensionen. Die bis 90 m hohen Bäume erheben sich nur wenige Fuss von einander. Der Boden ist von einem dichten, weichen Teppich von Moosen und Farnkräutern, oft von riesigem Wuchs bedeckt. Lichte Stellen sind von undurchdringlichen Dickichten verschiedener Sträucher, in welchen beinahe baumartige Heidelbeeren, Corylus und Acer circinatum die Hauptrolle spielen, ausgefüllt. Dieser Wald verdankt seine ausserordentliche Ueppigkeit den sehr reichen, namentlich während des Winters fallenden Niederschlägen, deren Menge (200 cm und mehr) nur an wenigen anderen Stellen der temperirten Zonen erreicht wird. Die Vegetationszeit ist kühl, aber von relativ langer Dauer. Der Boden ist ein poröser, nur wenige Zoll tiefer Kiesboden glazialen Ursprungs.

Während in der Breite der stärksten Entwickelung des Küstenwalds die Abhänge der Kaskadenkette von lichteren Gehölzen ähnlicher Zusammensetzung wie der Küstenwald bedeckt sind (Fig. 308), beginnt zwischen dem 42° und 43° N. B. der berühmte Hochwald der Sierra Nevada, die Heimath der Riesenbäume. Derselbe ist zwar ein Höhenwald, dessen klimatische Bedingungen denjenigen des benachbarten Tieflands gar nicht mehr entsprechen und der daher, entsprechend der Gliederung dieses Buches, erst in dem der Höhenvegetation gewidmeten Abschnitt zur Behandlung kommen sollte. Doch schien es zweckmässig, die ökologisch und floristisch ebenso wie geo-



Fig. 308. Der pacifische Küstenwald am Fuß des Mt. Shasta, Grenze von Californien und Oregon. Nach einer Photographie.

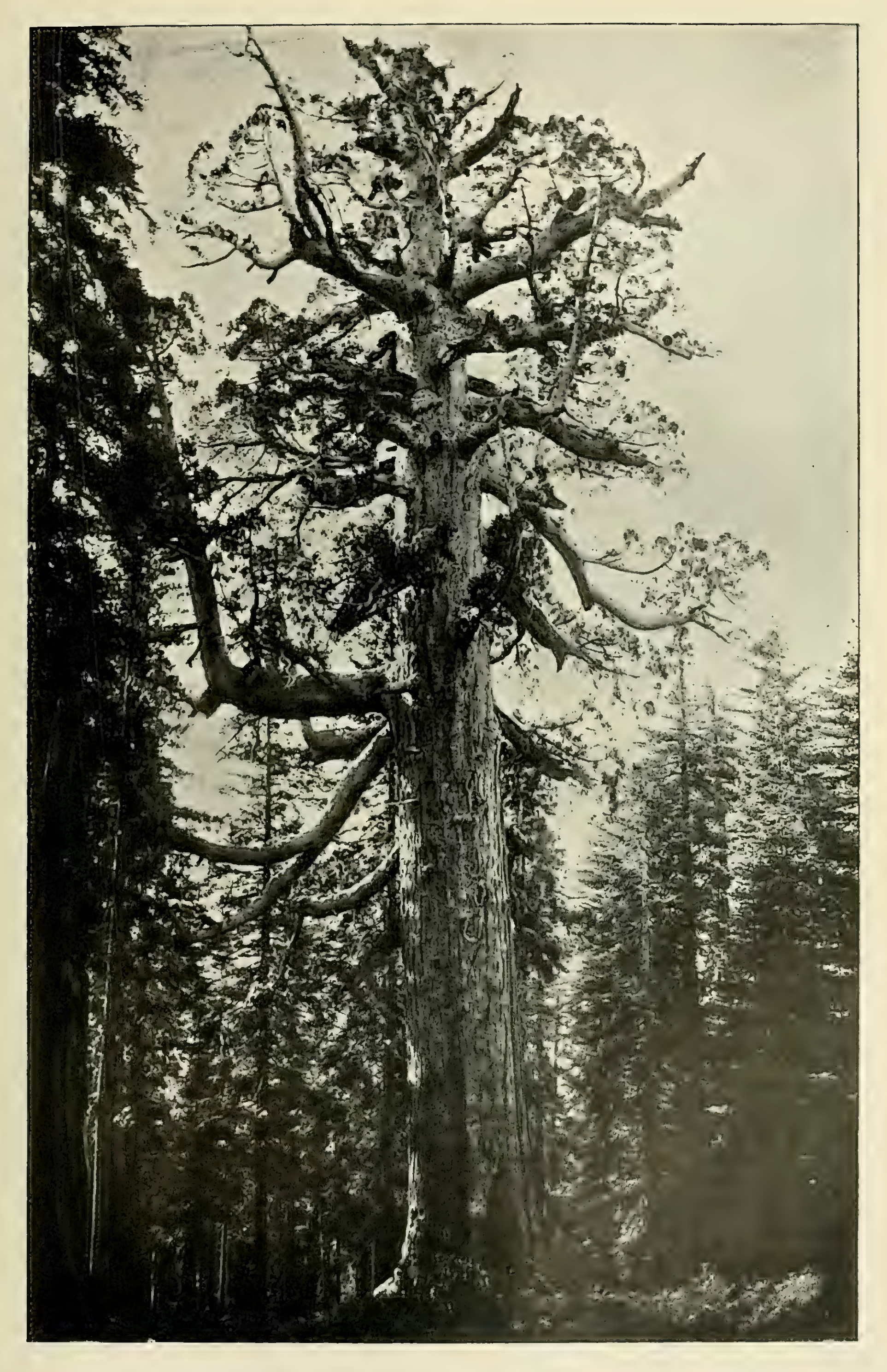


Fig. 309. Californisaher Nadelwald: Sequoia gigantea, 33 Fuss Stammdurchmesser.
Nach einer Photographie.

graphisch zusammenhängende Waldecke Nord-Amerika's, soweit sie dem Typus des Sommerwaldes gehört, im Zusammenhang zu behandeln. Der schmale und kurze californische Küstenwald wurde mit den Hartlaubwäldern zusammen behandelt.

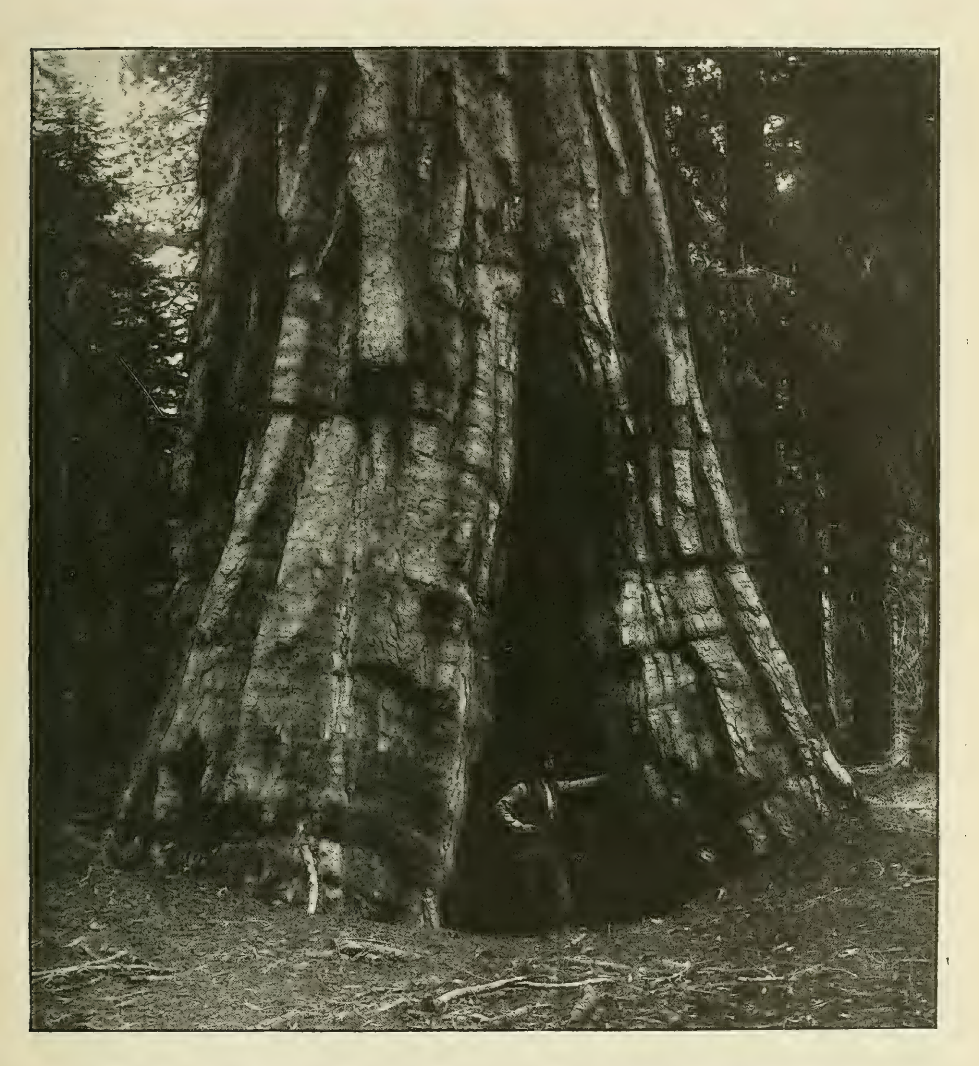


Fig. 310. Aus dem pacifischen Küstenwald. Sierra Nevada: Sequoia gigantea. Nach einer Photographie.

Der Hochwald der Sierra Nevada beginnt südlich von Mount Shasta im Norden und setzt sich südlich bis 35° fort. Vorherrschend ist in diesem Walde die Zuckerkiefer, Pinus Lambertiana (Fig. 307), „welche sich hier am prächtigsten entwickelt und diesem Bergwald unübertreffliche Schönheit verleiht". Mit ihr zusammen machen die Douglas-Tanne,

die gelbe Kiefer (Pinus ponderosa), zwei Abies-Arten (A. concolor und A. bracteata), die weisse Ceder (Libocedus decurrens) und im Süden die Riesen-Sequoia (Sequoia gigantea, Fig. 309 u. 310), welche sich zunächst in vereinzelten Gruppen zeigt, noch weiter im Süden jedoch einen mehr oder weniger zusammenhängenden Streifen von mehreren Meilen bildet. Im Gegensatz zu dem mehr nördlichen Walde an den Westhängen der Kaskadenkette ist der Sierra-Wald beinahe frei von



Fig. 311 a. Aus dem pacifischen Binnenwald. Parklandschaft am Yellowstone-Fluss, Rocky mountains. Pinus ponderosa. Nach einer Photographie.

Unterholz. Die Ursache dieses Unterschieds ist nicht aufgeklärt. In den Thälern ist der Wald licht und von Eichen gebildet.

Als östlicher Zweig des pacifischen Waldes, von dem westlichen durch die beinahe baumlose Wüste des Great Basin getrennt, zieht sich längs der Felsengebirge und ihrer südlichen Ausläufer der schmale pacifische Binnenwald (C auf der Karte), zu welchem Sargent auch den Wald am östlichen Abhange der Sierra Nevada heranzieht. Entsprechend der spärlichen Niederschläge ist der Wald meist kümmerlich und dünn gesäet, ohne Unterholz. Er zeigt sich nur auf den steilen



Fig. 311. Aus dem pacifischen Binnenwald. Grosser Cañon des Yellowstone-Flusses, Rocky Mountains. Pinus ponderosa. Nach einer Photographie.



Fig. 312. Ansicht im Urwald, Pennsylvanien. Winter. Nach einer Photographie des Herrn Prof. Rothrock.

Abhängen und Cañons (Fig. 311 u. 311 a), während die Thäler mit Ausnahme der unmittelbaren Flussnähe, baumlos oder nahezu baumlos sind. Im Norden besteht dieser Wald ganz vorwiegend aus einer Zwergkiefer (Pinus Murrayana); südlich von 52° N. B. nimmt die Ueppigkeit und die Artenzahl etwas zu; die Douglas-Tanne, die Gelbkiefer (Pinus ponderosa) und die westliche Lärche (Larix occidentalis) treten hinzu. Im südlichsten Theile der Felsengebirge, auf den Höhen der Colorado-Gebirge bei 2400—3000 m, rufen reichere Niederschläge einen üppigen Waldwuchs hervor (Picea Engelmanni). Die niedrigeren Höhenzüge tragen hier Wälder von gelben Kiefern und Rothtannen, während in den Flussthälern Pappeln, Erlen und Ahorne oder Abies concolor vorherrschen. Die Vorhöhen hingegen sind von mehr oder weniger wüstenartigem Charakter mit spärlichem und kümmerlichem Wachholder und einer kleinen Eiche. Der südlichste Teil des pacifischen Binnenwaldes dehnt sich auf den Höhen der Gebirge von Neu-Mexiko bis Texas und West- und Nordwest-Arizona aus und erreicht stellenweise beträchtliche Ueppigkeit.

Der atlantische Wald, der eine weit grössere Fläche als der pacifische einnimmt und sich in seiner größten Breite über zwanzig Längsgrade ausdehnt, ist in seinem nördlichen Theile und längs der Küste vornehmlich Nadelwald, im Innern vornehmlich sommergrüner Laubwald. Das von dem atlantischen Wald eingenommene Areal ist überall reich an Niederschlägen und die Vegetation dementsprechend üppig.

Sargent unterscheidet im atlantischen Wald drei grosse Provinzen, eine nördliche der Weymouthskiefer, eine östliche der Langnadelkiefer und eine westliche des Laubwaldes.

Der westindische und der mexikanische Tropenwald senden nach Florida und Süd-Texas je einen Fortsatz von sehr geringer Ausdehnung bezüglich welcher auf ein früheres Kapitel verwiesen sein mag, in welchem auch die südliche Provinz Sargent's bereits nähere Berücksichtigung gefunden hat (S. 501).

Die Provinz der Weymouthskiefer (Pinus Strobus, Fig. 313), besitzt ausgedehnte Wälder dieses technisch hochgeschätzten Baumes nur auf den sandigen Ebenen des Lorenzo-Beckens, im Uebrigen nur kleinere Bestände und Gruppen inmitten anderer Wälder. In letzteren zeigt sich die Weymouthskiefer, wie die meisten Kiefern, an grossen Sandreichthum des Bodens gebunden. Weniger durchlässige Bodenareale sind entweder von Beständen der Schwarzfichte (Picea nigra, Fig. 314) oder von Laubwäldern eingenommen. Maassgebend wird hier wohl die Temperatur sein. Uebrigens wachsen Schwarzfichten zerstreut in den Laubwäldern. Mehrere andere Coniferen sind hier häufig und üppig (z. B. Tsuga canadensis, Juniperus virginiana) und mehrere Laubbäume weisen in der Weymouthsprovinz ihre reichste Entwickelung auf, wie

die Schwarzlinde (T. americana), die schwarze und weisse Esche (Fr. sambucifolia und F. americana), der Zuckerahorn, verschiedene Birken und Ulmenarten während andere Bäume in derselben ihre Nordgrenze



Fig. 313. Wald der Weymouthskiefer (Pinus Strobus) in Pennsylvanien. Nach einer Photographie von Herrn Prof. Rothrock.

erreichen, z. B. die meisten Eichen, Juglans, Liriodendron, Sassafras etc. Abgesehen von der floristischen Zusammensetzung, sind diese Wälder, welche ich an einigen Stellen, allerdings nicht im ursprünglichen Zustande

kennen lernte, den mitteleuropäischen, z. B. denjenigen der Vogesen, sehr ähnlich. Das allerdings sehr mannigfache Unterholz ist nur in lichten Wäldern reich entwickelt, aber auch da meist von geringer

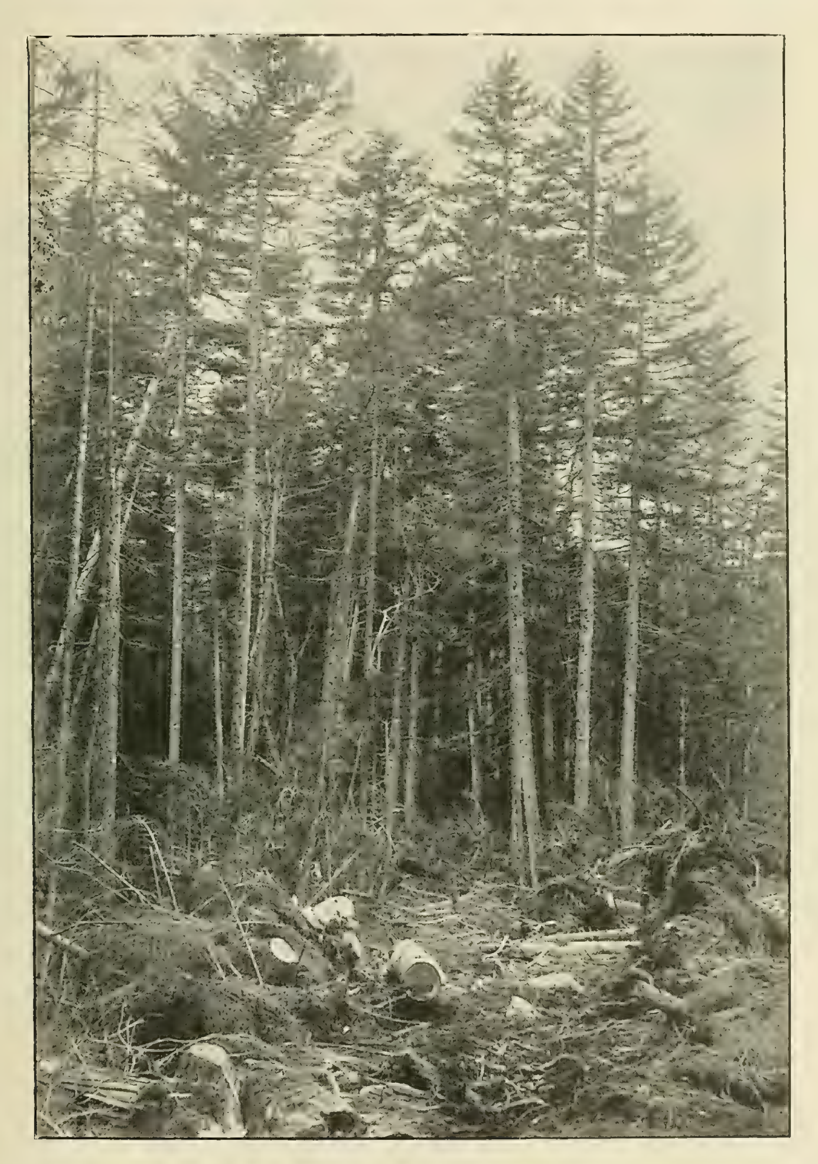


Fig. 314. Picea nigra (Syn. P. rubra) in Pennsylvanien. Nach einer Photographie des Herrn Prof. Rothrock.

Höhe, und Lianen zeigen sich, mit Ausnahme des Rhus toxicodendron nur am Waldrande oder in sehr feuchten oder lichten Gehölzen (Fig. 315), so dass überall freie Durchsicht zwischen den nur wenig von

Moosen und Flechten bedeckten Stämmen gegeben ist. In vielen Wäldern sah ich den Boden nackt oder etwas bemoost, mit spärlichen kleinen Halbsträuchern und Kräutern (Pirola, Chimaphila, Cornus canadensis etc.).

Der sommergrüne Laubwald des Mississippi und der atlantischen Ebene entbehrt keineswegs der Nadelhölzer, vielmehr erreichen manche Arten, z. B. Juniperus virginiana, hier ihre reichste Entwickelung. Charakteristisch sind jedoch in erster Linie die ausgedehnten Bestände von Laubhölzern, in welchen die grosse Mehrzahl



Fig. 315. Wald im Tiefland des White River, Indiana. Ampelopsis quinquefolia Michx. als Liane. Nach „Garden and Forest".

der reichen und charakteristischen Laubhölzer Nord-Amerika's ihre ausschliessliche oder hauptsächliche Heimath besitzen und in reichster Mischung auftreten. Ueppiges grossblättriges Unterholz, auf feuchtem Boden auch Lianen (Vitis, Ampelopsis Fig. 315, Rhus toxicodendron) tragen auch dazu bei, diesen Wäldern eine von den Laubwäldern der Weymouthsprovinz abweichendes Gepräge zu geben. Sie erreichen ihre grossartigste Entwickelung an den Abhängen der Alleghanies in Nord-Carolina (Fig. 317 u. 318) und im Thal des Red River, einem rechtsseitigen Nebenfluss des Mississippi.

Der vortrefflichen Monographie von W. W. Ashe entnehme ich die folgenden Angaben über die Wälder von Nord-Carolina, welche im Tiefland als nördlichster Theil der südlichen Küstenprovinzen angehören und den Uebergang der warmtemperirten in die kalttemperirten Waldtypen zeigen,



Fig. 316. Pinus palustris L. (P. australis Michx.) in Nord-Carolina. Nach Ashe.

auf den Höhen aber der Laubwaldprovinz angehören und deren Charakter in besonders reiner und üppiger Entwickelung darstellen. Ashe gliedert die Waldfläche von Nord-Carolina in drei der Küste parallele Gürtel, einen östlichen, von nur geringer Erhebung, einen mittleren höheren der Vorhügel (Piedmont) und einen westlichen des Berglands.

Der Küstengürtel allein gehört der südlichen Provinz an. Der Boden ist in ihm bald sandig trocken, bald sumpfig und trägt dementsprechend eine ungleiche Waldvegetation. Ausserdem ist die nächste Nähe des Meeres durch immergrüne Laubwälder charakterisirt, deren Bestandtheile im Binnenland von Nord-Carolina fehlen, während sie weiter südlich auch in grösserer Entfernung des Strandes auftreten (Quercus virens, Sabal Palmetto etc.). Dieser schmale immergrüne Waldstreifen ist der nördlichste verkümmerte Fortsatz des weiter südlich reich entwickelten subtropischen Regenwalds. Er verdankt sein Bestehen in so nördlicher Breite offenbar der milden Temperatur und grossen Luftfeuchtigkeit am Meere. Sommergrüne, zu nördlichen Arten gehörende Bäume fehlen allerdings nicht ganz (Tilia heterophylla, Planera aquatica etc.) und vermitteln den Uebergang zum Sommerwald.

Im Gegensatz zu den Wäldern in unmittelbarer Nähe des Strandes haben die Wälder des Binnenlands schon entschieden den Charakter von Sommerwäldern, wenn auch manche Arten, namentlich die auf trockenem Sandboden vorherrschende Langnadelkiefer (Pinus palustris L.-P. australis Michx.), auch im Süden häufig sind. Andere Kiefern (z. B. P. taeda) sind nördlich und das Unterholz in den den Sand und sandigen Lehm beherrschenden Kiefernwäldern ist zum weitaus grössten Theile winterkahl (Eichen, Ulmen, Carya-Arten, Celtis occidentalis, Cornus florida etc.).

Einen besonders kümmerlichen Kiefernwald bildet die Vegetation der sogenannten Pine-Barrens, wo das Substrat einen beinahe reinen, grobkörnigen, schon bald nach dem Regen trockenen Sand darstellt. Hier ist das Oberholz nur von der genügsamen Pinus palustris gebildet, während kümmerliche Eichen ein dürftiges Unterholz bilden, da wo der Boden nicht ganz nackt oder nur von einigen steifen Grasbüscheln bewachsen ist.

Ist hiergegen der Boden durch Beimischung von Thon lehmig und weniger trocken, so wird Pinus taeda die herrschende Baumart; der Wald ist mehr hochstämmig (90—100′ hoch) und meist dicht: bei lockerem Bestand zeigt sich üppiges Unterholz.

Sehr mannigfach ist die Vegetation der Sümpfe, welche in Nord-Carolina (Dismal Swamps, Wilmington Swamps) Tausende von Kilometern überziehen. Je nach der physikalischen und chemischen Beschaffenheit des Bodens, je nachdem der letztere alljährlich länger oder weniger lang überschwemmt ist, bietet der Wald ein anderes Bild. Feuchter, lehmiger, aber nur im Frühjahr überschwemmter Boden wird von den Oak flats eingenommen, wo verschiedene winterkahle Eichen, Pappeln, Ahorne etc. bis 100′ hohe Wälder bilden, in deren Schatten kleine Bäume als Unterholz gedeihen (Quercus minor, Carpinus caroliniana, Crataegus). An den tiefsten, stets überschwemmten oder doch nur oberflächlich trocknenden Stellen bilden Taxodium distichum und Liquidambar styraciflua mit wenigen und untergeordneten anderen Bäumen den Sumpfwald. Auf sandigem und torfigem Boden dehnen sich, einen wesentlichen Theil der Dismal swamps bildend, Wälder von Cupressus thyoides, in welchen Laubbäume, wie der Tulpenbaum, Liquidambar, Persea borbonia etc. zerstreut vorkommen und wo der humusreiche Boden zwischen den Stämmen oft ganz von Sphagnum überzogen ist. Auf sehr sterilem Boden der Dismal swamps herrscht Pinus serotina vor, welche an Genügsamkeit der P. palustris



Fig. 317. Sommerwald im südlichen Alleghany-Gebirge. Nord-Carolina. Typus zwischen 700 bis 1000 m ü. M. Pinus Strobus in der Mitte und rechts, Tsuga canadensis, Castanea vesca var americana, Quercus alba im Hintergrund. Rhododendron maximum als Unterholz.
Nach einer Photogr. von Herrn W. W. Ashe, Forester to the geol. Survey of North-Carolina.



Fig. 318. Natürlicher Sommerwald des südl. Alleghany-Gebirges, Nord-Carolina. Typus zwischen 800 und 1400 m. Tsuga canadensis, Betula lenta und B. lutea, Quercus rubra, Acer rubrum, Acer barbatum, Prunus serotina, Liriodendron tulipifera, Magnolia acuminata v. Fraseri. Unterholz ist Rhododendron maximum. Nach einer Photographie des Herrn W. W. Ashe, Forester to the North-Carolina geological Survey.

gleichkommt und letztere auf nassem Boden ersetzt. Die Bestände dieser Kiefern sind locker und reich an strauchigem Unterholz.

Die Wälder der Vorhügel bilden eine Uebergangsstufe zwischen denjenigen des tiefen Küstenlands und denjenigen der Gebirge. Auf weichem, durchlässigem, feuchtem Boden sind es sommergrüne Laubwälder, in welchen Eichen und Carya-Arten vorherrschen, während auf sandigem Boden Kiefern (Pinus mitis, P. taeda) das Oberholz bilden.

Im Gebirge machen sich Unterschiede des Bodens weniger geltend als im Tiefland, um so mehr aber solche der Temperatur und Niederschläge. Ihre grösste Ueppigkeit zeigen die Gebirgswälder auf den nördlichen feuchten Abhängen, während die südlichen Abhänge mehr lockere Bestände besonders lichtbedürftiger Arten aufweisen. Zwischen 1500 und 3000′ bestehen diese Wälder aus Kiefern und Laubbäumen, letztere sind von den ersteren meist etwas überragt (Fig. 317). Die Kiefern sind vornehmlich Pinus strobus, oft 100—150′ hoch, P. mitis, P. rigida, P. pungens, die Laubhölzer, die stellenweise bis 90′ Höhe erreichen, sind Eichen (Q. alba, prinus, tinctoria, coccinea, rubra, imbricaria), Kastanien (Castanea vesca var. americana), Carya-Arten, Cornus florida etc. Die Laubbäume kommen um so mehr vor, als der Boden feuchter und fruchtbarer wird. In weniger dichten Beständen bilden zwei sommergrüne Ericaceen, Rhododendron maximum und Kalmia latifolia, reiche Dickichte zwischen den Stämmen.

Die grossartigsten Wälder der südlichen Alleghanies und diejenigen, welche ihren ursprünglichen Charakter am meisten bewahrt haben, nehmen die Region zwischen 3000 und 5000′ (Fig. 318) ein. Ihre reichste Entwickelung zeigen sie auf den feuchten humusreichen nördlichen Abhängen. Nur ein Nadelbaum, Tsuga canadensis, pflegt sich in diesen Wäldern zu zeigen; im Uebrigen bestehen sie aus dem reichsten Gemisch von Laubbäumen: Birken, Ahorne, Buchen, Kastanien, Eichen (Q. rubra, alba). Tulpenbaum, Esche (Fr. americana), Magnolia acuminata, Aesculus flava wachsen durcheinander; die höchsten Kronen bilden ein zusammenhängendes dichtes Laubdach von 90—120′ Höhe, unterhalb welches, in der Nähe ihrer Mutterpflanzen, junge Exemplare der hohen Bäume oft üppig gedeihen, während andere Stellen durch dichtes wintergrünes Gesträuch von Rhododendron maximum und Kalmia latifolia bedeckt sind.

Oberhalb dieser Waldstufe wird der Laubwald durch Nadelwald von Picea nigra und Abies Fraseri ersetzt.

§ 2. **Europa.** Sind wirkliche Urwälder, d. h. Wälder, deren Entwickelung vom Menschen weder tiefgreifend noch dauernd beeinflusst worden sind, so dass sie das Gepräge natürlicher Bedingungen unverändert zeigen, in den erst seit relativ kurzer Zeit dem menschlichen Zerstörungswerk ausgesetzten Wäldern Nordamerika's bereits selten, so ist dieses natürlich in Europa noch in weit höherem Maasse der Fall. Hier bieten nur noch einige kleine Waldparcellen bis zu einem gewissen Grade das Bild des ehemaligen europäischen Urwalds.

Zu den letzten Waldresten, welche einigermaassen die Bezeichnung Urwälder verdienen, gehören die im Böhmerwald gelegenen des Fürsten Ad. v. Schwarzenberg, von welchen, nach einer Anordnung



Fig. 319. Böhmischer Urwald, Kubany, am Capellenbach. *a* Tussilago alba. *b* Polypodium alpestre. *c* Luzula maxima. *d* Auf Stelzen stehender Fichtenstamm. *e* Stamm mit Polyporus abietinus Fr. *f* Stamm mit Auswuchs. Nach Göppert.

des Besitzers, „3200 Joch für immer erhalten werden sollen". Göppert hat dieselben eingehend geschildert (Fig. 319). Im Gegensatz zu den Kunstwäldern oder Forsten, bestehen solche Naturwälder aus einem bunten Gemische von Fichten, Tannen und Buchen, zwischen welche noch einzelne andere Laubbäume (Acer Pseudo-Platanus, Ulmus campestris, Alnus incana und glutinosa, Betula alba und pubescens, Salix caprea) ein-



Fig. 320. Vegetation bei Batum. Ficus carica. Nach einer Photographie des Herrn Prof. Krassnow.

gesprengt wachsen. Erst in höheren Regionen wird die Fichte allein herrschend. Andere Abweichungen von den Forsten sind die zahlreichen abgefallenen Baumstämme, aus deren morscher Substanz zahlreiche junge Bäume sich erheben, welche später, ihrem Ursprung entsprechend, reihenweise auf Stelzen stehen werden; ferner die zahlreichen Baumschwämme (Polyporus pinicola Fr.) und die knollenförmigen Auswüchse

der Stämme. Der dicht bemooste Boden zwischen den Stämmen trägt reichen jungen Nachwuchs von Buchen, Fichten und Tannen, die im Waldschatten nur geringe Grösse erreichen, aber sobald durch den Fall eines Baumriesen eine Lücke im Laubdach entsteht, zu normaler Höhe heranwachsen. So soll es vorkommen, dass Fichten, die 120—140, sogar 160 Jahre in unterdrücktem Zustande verblieben waren



Fig. 321. Wald von Larix dahurica auf Sachalin. Nach einer Photographie des Herrn Prof. Krassnow.

und dabei nur 5—7 Zoll Durchmesser im Stamme erreicht hatten, sich nachträglich zu mächtigen Bäumen entwickelten.

Durch größere Ueppigkeit, namentlich bezüglich der inneren Raumausfüllung, zeichnen sich die Wälder an den östlichen Gestaden des Schwarzen Meeres aus (Fig. 320), namentlich diejenigen Abchasiens, von welchen Radde folgendes Bild entwirft:

„Unmittelbar am Meere, gleich hinter dem schmalen, durch die Wellen aufgeworfenen, nackten Geröllwalle, vermehren sich an der Abchasischen Küste, mit Hülfe des lästigen Smilax und der Clematis-Ranken, Gesträuche und Bäume zu undurchdringlichen Wänden. Wo nicht gerade ein verdeckter Pfad von den Besitzungen der Abchasen zum Meere führt, dürfte es wohl sehr schwer sein, diese hohen Pflanzen-Barrieren zu durchbrechen. Asclepien überwuchern unantastbare Rubus- und Rosa-Gebüsche oder bedecken Crataegus und Paliurus. Feine Asparagus-Pflanzen winden sich durch die Maschen des groben dornigen Netzes, Smilax gibt ihm Halt bis in die Wipfel der höchsten Bäume, er erdrückt den Epheu und wilden Wein. Aus solchem Chaos verwirrt ineinander gewebter Kletter-Pflanzen strecken Eichen und Rüstern die knorrigen Aeste, deren Belaubung und seitliche Theilung hier am Meere nur eine dürftige ist, da die heftigen Seestürme gegen die Riesen anprallen. Desto schöner und voller sind die Kronen der hinter ihnen tiefer im Lande stehenden Hochstämme . . . Auch an ihnen hat Smilax oft förmliche Netze gesponnen, deren Höhe nicht selten 50—60′ beträgt . . . “ (S. 18).

§ 3. **Sibirien und Ostasien.** Das Klima Sibiriens ist demjenigen des nördlichen Waldgürtels Nord-Amerika's ganz ähnlich, sowohl was die Temperatur, als die besonders in Betracht kommenden Hydrometeore betrifft. In beiden Gebieten sind die Niederschläge spärlich, namentlich während des Winters, so dass die Bäume dem bei langer Dauer besonders schädlichen trockenen Frostwetter ausgesetzt werden. Der klimatischen entspricht eine weitgehende ökologische Analogie. Auch der sibirische Wald ist ein lichter, dürftiger, oft verkümmerter Nadelwald ohne oder mit ganz spärlichem Unterholz. Vorherrschend sind Lärchen (Larix sibirica und, im Osten, L. dahurica, Fig. 321); mit ihnen wachsen die Zirbelkiefer (P. Cembra), Fichten (Picea obovata und ajanensis), Birken und, im Süden, Tannen (Abies Pichta).

Während an der Westküste Nord-Amerika's bereits in hohen Breiten reiche Niederschläge bei milderer Temperatur sich einstellen und reichen Waldwuchs bedingen, reicht das dem Gehölz ungünstige Klima und hiermit der dürftige Waldcharakter in Sibirien bis in viel südlichere Breiten hinab, stellenweise bis zum 50° Breitegrad.

Der kümmerliche Charakter des sibirischen Waldes wird von Middendorff[1]) emphatisch betont: „Wiederholt habe ich darauf zurückkommen müssen, wie sehr ich mich getäuscht fand, als ich, die gebahnten Strassen Sibiriens verlassend, Urwäldern entgegensah, von denen ich erwartete, dass sie in mir die Sehnsucht stillen könnten nach dem bewältigenden Eindrucke des Anblickes, den unsere Phantasie sich malt, wenn sie von riesigen Zeugen vergangener Jahrhunderte, ja Jahrtausende träumt; von kernfesten Riesen des Urwalds, welche die durch Wind und Wetter über sie ausgeschütteten Unbilden unerschütterlich von ihren greisen Häuptern schütteln.“

---

[1]) S. 630.

Nach einem Hinweis auf die üppigen hochstämmigen Wälder, die in der gleichen Breite wie Jenisejsk (58°), im nordwestlichen Amerika wachsen, und auf die Hochwälder Mitteleuropas, fährt er fort: „Wie meine ersten, an die Akademie eingesendeten Reisebriefe bezeugen, wurde ich darin bitter enttäuscht. Von Jenisejsk an nordwärts möchte man, dem in Livland gewonnenen Augenmaasse zu Folge, den Waldungen im Allgemeinen kaum mehr als ein halbes Jahrhundert geben, nie ein ganzes. Diese scheinbar jugendliche Physiognomie des Waldes nimmt sogar zu, je mehr man dem Norden entgegenreist — bis man Gelegenheit findet näher hineinzuschauen, und der Behang mit



Fig. 322. Baumgrenze auf Sachalin: Verkrüppelte Larixbäume. Nach einer Photographie des Herrn Prof. Krassnow.

langen Bärten schwarzgrauer Moose und Flechten verräth, dass man es schon lange mit verkümmerten Greisen der Baumwelt zu thun hatte. Einzelne kräftige starke Stämme, denen ich südlich von Jenisejsk begegnete, dienten nur dazu, mich um so augenscheinlicher erkennen zu lassen, wie feindlich das rauhe, unstete Klima dem Baumwuchs in Sibirien entgegentritt, schon bevor man den 60. Grad erreicht hat“ . . .

. . . „Der dickste Baum, den ich in Süd-Sibirien gesehen, war eine Pappel von 6′ Durchmesser. Nächst ihm erreichten die Lärchen (etwa 4 $^{1}/_{2}$′), dann die Kiefern und darauf die sibirischen Tannen die grösste Dicke unter den



Fig. 323. Parklandschaft in Sachalin. Waldsaum mit Angelophyllum ursinum und Spiraea sachalinensis.
Nach einer Photographie des Herrn Prof. Krassnow.

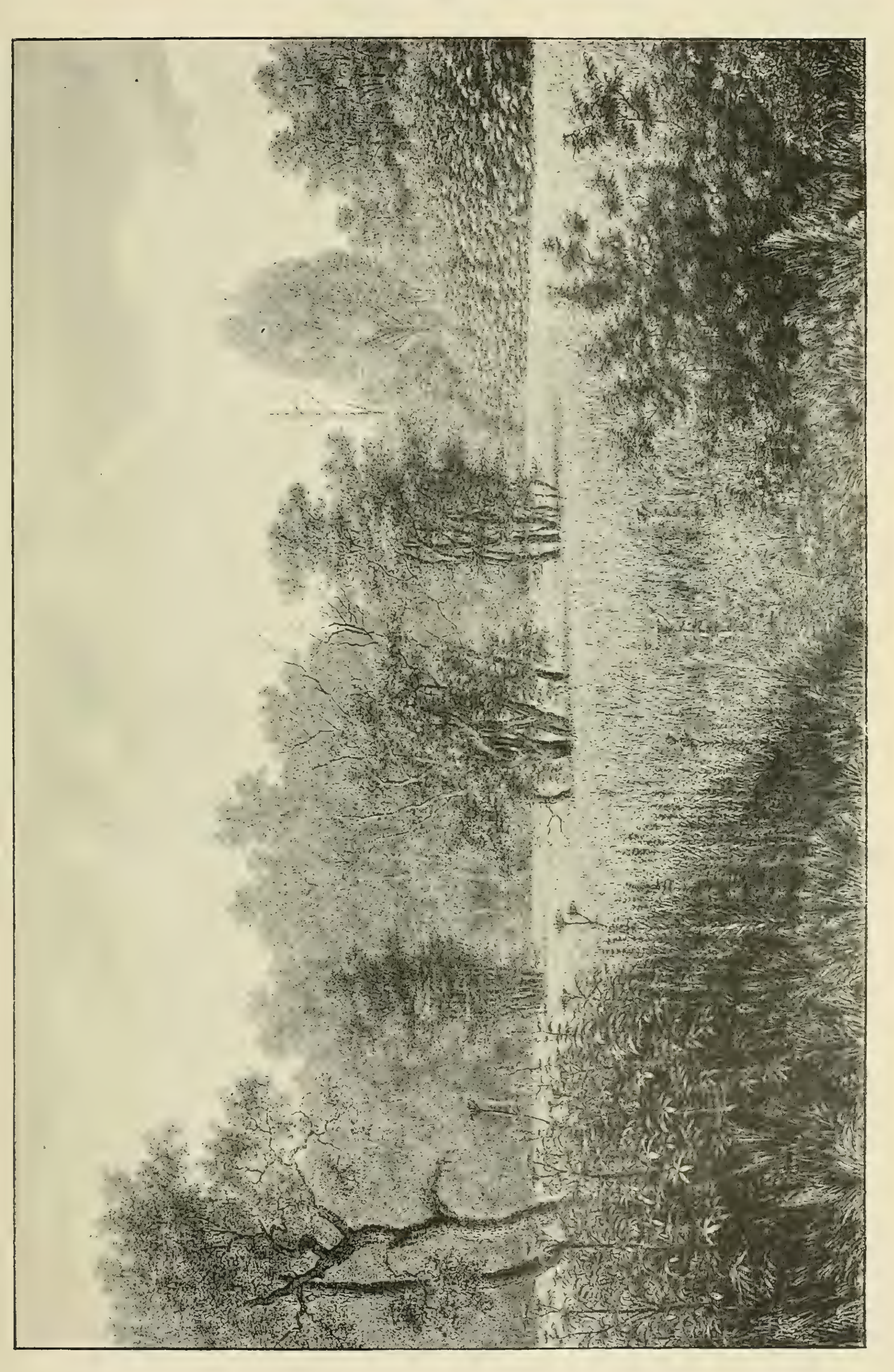


Fig. 324. Parklandschaft am Fluss Awatsch, Kamtschatka. Nach Kittlitz.

Bäumen Sibiriens. Dass diese stärksten unter ihren Verwandten als Annahmen von der gewöhnlichen Lebensdauer und als tausendjährige Nestoren anzusehen waren, bewies ihre Seltenheit, indem wenigstens 99 Hunderttheile aller scheinbar erwachsenen Bäume des Waldes sogar an günstigen Oertlichkeiten Südost-Sibiriens, nicht mehr als 1—$^5/_4$′ Dicke besassen. Nachdem ich mich im Jenisejthal, nordwärts vom 60. Breitengrade, in Bezug auf den Wuchs der Bäume so sehr enttäuscht gefühlt hatte, setzte ich meine ganze Hoffnung auf Südost-Sibirien. Da es mir hier auch nicht besser erging, finde ich mein Tagebuch mit Klagen über diesen Umstand erfüllt.“[1])

Wie der nördliche nordamerikanische Waldgürtel löst sich auch der sibirische nach Süden in einige Fortsätze auf, während die übrigen centralasiatischen Landschaften, wie die central-nordamerikanischen, von Steppen und Wüsten eingenommen sind. Der eine dieser Fortsätze umfasst das nordchinesische Gebirgsland vom Altai bis zum Baikal-See, ein anderer, viel von Steppen unterbrochener erstreckt sich über die südöstliche Ecke Sibiriens und das nordöstliche China, ein dritter bedeckt Kamtschatka und ein vierter dehnt sich von der Insel Sachalin südlich nach Japan aus, wo auf Yezo und dem nördlichen Nippon der tropophile Sommerwald, in Süd-Nippon aber der temperirte Regenwald herrscht.

Diese südlicheren Wälder Nordasiens besitzen, dem Klima entsprechend, einen anderen floristischen Charakter und grössere Ueppigkeit als der sibirische, aber nur an wenigen Stellen den Charakter von Hochwäldern. Vielmehr ist für viele Landschaften ein parkartiger Charakter bezeichnend, z. B. in Kamtschatka, wo nach dem Atlas von Kittlitz (Fig. 237 und 324) die üppigsten Wiesen mit dichten Laub- und Nadelwaldparcellen abwechseln, im südlichen Theil Sachalins (Fig. 323, 325 u. 326), im Gegensatz zum entschieden sibirischen Charakter besitzenden nördlichen (Fig. 321 u. 322), und im Gebiet des Amur.

Ihre reichste Ausbildung erreichen die ostasiatischen Sommerwälder auf Nippon, wo sie, im Gegensatz zu den europäischen und in Uebereinstimmung mit den nordamerikanischen, aus einer bunten Fülle verschiedener Holzarten bestehen, von denen nur selten einzelne, wie Buchen oder Eichen, geschlossene Bestände bilden. Physiognomisch zeigen dieselben durch die kräftige Ausbildung des Unterholzes und der oft manneshohen Bodenkräuter, durch einige mächtige Lianen und epiphytische Farnkräuter, Anklänge an die Regenwälder. Diese unter den winterkalten Laubwäldern exceptionelle Ueppigkeit ist eine Folge vieler Niederschläge, der hohen Temperatur der Vegetationszeit und, was das Unterholz betrifft, des lockeren Schlusses des Laubdaches.

[1]) I, S. 631—632.



Fig. 325. Parkartige Landschaft aus Sommerwald und Wiese auf Sacchalin. Am Waldsaum: Angelophyllum ursinum. Die hohen Bäume: Quercus mongolica und Alnus sp. Nach einer Photographie des Herrn Prof. Krassnow.



Fig. 326. Angelophyllum ursinum und Spiraea sachalinensis unter einer Erle. Sachalin. Nach einer Photographie des Herrn Prof. Krassnow.

Die hervorragendsten Bestandtheile eines solchen blattwechselnden Waldes sind Eichen, Buchen, Hainbuchen, Ahorne, Birken, Rosskastanien, Magnolien, Aralien, Wallnüsse, Ulmen, Planeren, verschiedene Rosaceen und an mehr feuchten Stellen auch Eschen und Erlen (Quercus serrata und Qu. dentata, Qu. crispula und Qu. glandulifera, Fagus Sieboldii und F. silvatica, Castanea vulgaris, Aesculus turbinata, Cercidiphyllum japonicum, Tilia cordata und T. mandschurica, Calopanax ricinifolia, Magnolia hypoleuca, Acer japonicum, A. pictum und andere, Carpinus laxiflora, C. cordata, Planera Keaki, Ulmus campestris, U. montana, U. parvifolia, Prunus Pseudocerasus, Pterocarya rhoifolia, Fraxinus longicuspis, Betula alba, Alnus sp. u. a. m.). Die Mannigfaltigkeit wird durch das Auftreten einzelner Nadelbäume noch erhöht (z. B. Pinus densiflora, Chamaecyparis, Thuja, Sciadopitys, Tsuga).

Die Lianen sind wohl zum grösseren Theile Wurzelkletterer: Schizophragma hydrangeoides S. et Z., Hydrangea petiolaris S. et Z. und Rhus toxicodendron var. radicans Miq. übertreffen alle anderen an Stärke und Häufigkeit. „Bis zu 25 m hoch kriechen ihre mehr als armdicken und selbst bemoosten Stämme" an Bäumen und Felsen empor. An lichten Stellen klettert der immergrüne Evonymus radicans Sbd. und vertritt gewissermaassen den weniger häufigen Epheu. Neigung zum Schlingen zeigt sich bei verschiedenen Magnolien und Ternstroemiaceen. Die ausgebildetsten Schlingpflanzen des japanischen Waldes sind die bis 30 m hohe Wistaria chinensis S. et Z. und die Lardizabaleen, namentlich Akebia-Arten.[1])

Eine reichliche Menge von Halbbäumen und Sträuchern, wie Syringa, Evonymus, Viburnum, Hamamelis, finden in dem zumeist lockeren Schlusse ihr Fortkommen; mächtige Kletterpflanzen, wie Actinidia, Vitis, Schizophragma, senden ihre bis schenkeldicken Stämme zu den Gipfeln der Bäume empor, während dem üppigen, jungfräulichen Boden riesige Petasites, Polygonum, Heracleum, Farne entsprossen, in deren Dickicht Reiter und Pferd verschwinden.[2])

Wie in Europa weisen auch in Japan die winterkalten Gebiete neben Laubwäldern ausgedehnte Nadelwälder auf, die, in entsprechend wechselnder systematischer Zusammensetzung, an der Meeresküste, als Kiefernbestände auf den Dünen und trockenen Hügeln die Waldvegetation allein vertreten und die Laubwaldregion vielfach unterbrechen, ihre größte Ausdehnung aber, sowohl in verticaler wie in horizontaler Richtung, erst jenseits der letzteren erreichen. Mehr als die Namen ihrer Bestandtheile ist von diesen Wäldern nicht bekannt; doch scheint solche Raumanfüllung durch Unterholz, Lianen etc., wie sie den Laubwäldern zukommt, hier durchaus zu fehlen.

§ 4. **Die Wälder Feuerlands.** In der südlichen Hemisphäre sind wohl die Wälder des südwestlichen Patagoniens und Feuerlands zu den Sommerwäldern zu rechnen, nicht bloss weil sie zum Theile aus der sommergrünen Fagus antarctica bestehen, sondern auch weil die bereits tiefen winterlichen Temperaturen offenbar eine ausgeprägte winterliche Ruhezeit bedingen. Uebrigens sind wir über die Oekologie dieser Wälder noch gar nicht unterrichtet.

---

[1]) Rein l. c.

[2]) Mayr II, S. 16 u. f.

Folgende, einer Arbeit Dusén's entnommene Stellen beziehen sich auf die üppigsten Wälder Feuerlands:



Fig. 327. Der tropophile Buchenwald Feuerlands im Winter. Fagus entblättert. Nach einer Photographie von Herrn Dr. Michaelsen.

„Im Innern des Hafens von Puerto Angosto kommt ein typischer von Drimys Winteri Forst. und Fagus betuloides Mirb. zusammengesetzter Urwald

vor, der in Bezug auf die dichtstehenden Bäume, die herrschende Dunkelheit und die Menge von am Boden kreuz und quer liegenden, modernden Baumstämmen an die von mir gesehenen westafrikanischen Urwälder erinnerte, sich

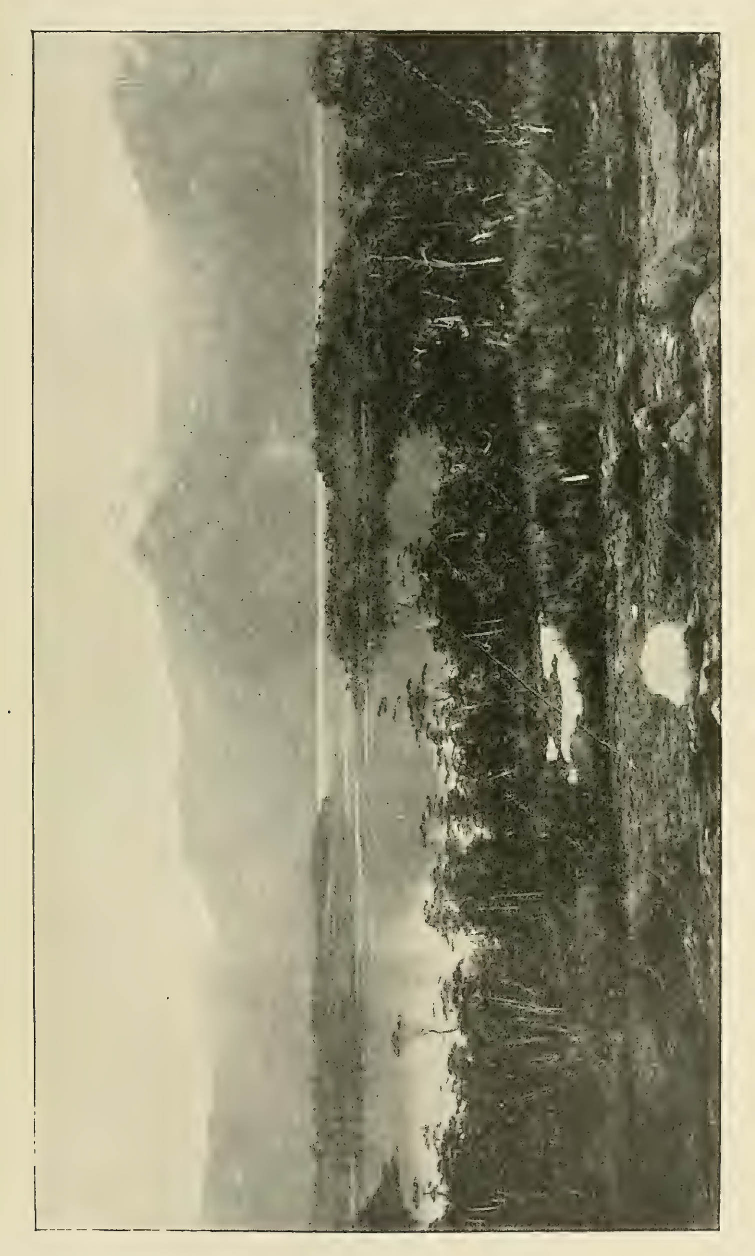


Fig. 328. Waldlandschaft in Feuerland. Nach einer Photographie von Herrn G. Küppers-Loosen.

jedoch von ihnen dadurch unterscheidet, dass der Boden nicht nackt, sondern von einer vollständig geschlossenen Decke von Lebermoosen überwachsen ist. . . . Die Phanerogamen sind in diesem Urwald wenig zahlreich. Von

Sträuchern kommen Berberis ilicifolia Forst., Desfontainea spinosa Remy in voller Blüthe und Pernettya mucronata Gaud. vor, zu denen man auch Lebetanthus americanus Endl. rechnen kann. Uebrigens war nur Callixene marginata Juss. zu finden. Die Farrenkräuter dagegen waren zahlreich vertreten: hier und da bildete Gleichenia acutifolia Kolonieen, und Hymenophyllaceen waren mehr oder weniger zahlreich in die Moosdecke eingewebt, unter ihnen das schöne Hymenophyllum pectinatum Cav. Die den Boden

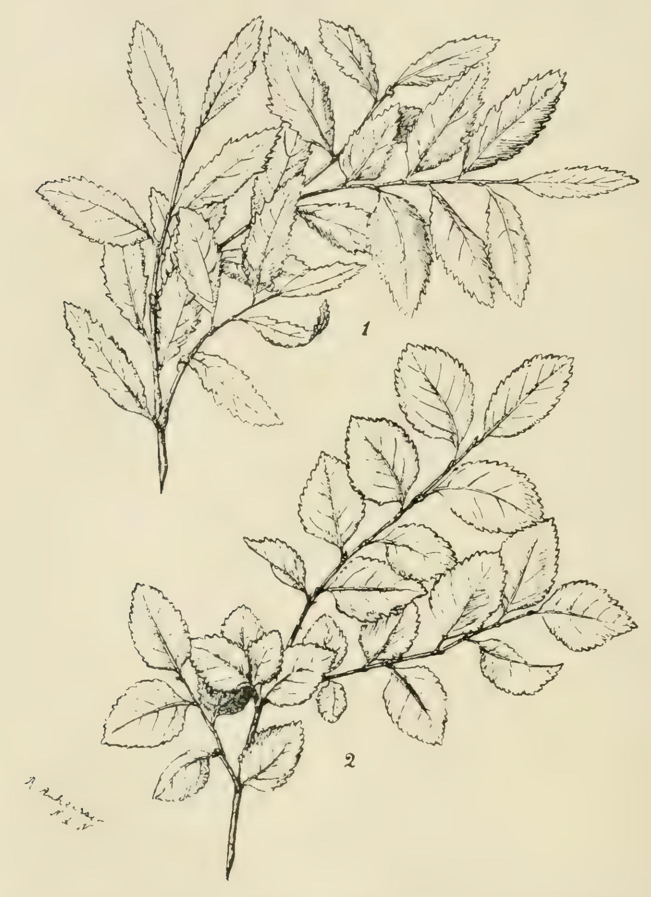


Fig. 329. *1* Fagus Dombeyi. *2* Fagus betuloides. Antark. Amerika. Nat. Gr.

verbergende Moosdecke breitete sich über alle heruntergefallenen Baumstämme aus und reichte mehr oder weniger an den Baumstämmen empor, die übrigens von Hymenophyllaceen, Grammitis australis und dem hoch emporkletternden Lebetanthus americanus Endl. bekleidet waren."

. . . „Es giebt wohl kaum irgend eine Gegend der Welt, — die feuchtesten Gebiete der Tropen nicht ausgenommen, — die eine üppigere Moosvegetation als die niederschlagsreichsten Theile unseres Gebiets aufweisen. Eigener Erfahrung gemäss kann ich versichern, dass die üppige Moosvegetation der

äusserst feuchten westlichen Abhänge des Kamerungebietes keineswegs besser entwickelt ist als die bei Puerto Angosto. Es zeigt sich jedoch eine Verschiedenheit in dem Auftreten der Moose innerhalb unseres Gebietes und der Tropen; während die Moose innerhalb jener am artenreichsten und üppigsten an Baumzweigen, Blättern und Stämmen wachsen, selten auf Steinen, niemals auf der Erde, so erreichen dieselben innerhalb dieser Gegend ihre grösste Ueppigkeit am Boden, kommen selten an Zweigen und Stämmen vor, niemals auf Blättern." [1])

Südlich von Rio Grande sah Dusén reine Bestände der sommergrünen Fagus obliqua Pöpp. et Endl.

Auswahl der Literatur.

1. Allgemeine Oekologie des Sommerwaldes.

Beyer, R. Ergebnisse der bisherigen Arbeiten bez. der Ueberpflanzen ausserhalb der Tropen. Abh. bot. Ver. Prov. Brandenburg. Bd. XXXVII.

Bürgen, M. Bau und Leben unserer Waldbäume. Jena 1897.

Drude, O. Deutschlands Pflanzengeographie. 1. Thl. 1896.

Focke, W. O. Ueber epiphytische Gewächse. Abh. des naturw. Ver. in Bremen. Bd. XII. 1893.

Grüss, J. Beiträge zur Biologie der Knospe. Pringsheim's Jahrb. Bd. XXIII. 1892.

Johow, Fr. I. Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwickelungsgeschichtlichen Verhältnissen. Pringsheim's Jahrb. Bd. XX. 1889.

— II. Die phanerogamen Schmarotzerpflanzen. Santiago 1890.

Löw, E. Anfänge epiphytischer Lebensweise bei Gefässpflanzen. Abh. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. Bd. XXXIII. 1891.

Mikosch, C. Beiträge zur Anatomie und Morphologie der Knospendecken dicotyler Holzgewächse. Sitzungsb. der Wiener Akademie. Bd. 73. 1te Abth. 1876.

Müller, P. E. Studien über die natürlichen Humusformen und deren Einwirkung auf Vegetation und Boden. Berlin 1887.

Schenck, H. Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. 1. Thl. Jena 1892.

Stahl, E. Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVI. 1883.

Wiesner, J. I. Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. II. Theil. Denkschriften der Wiener Akademie. Bd. 43. 1880.

— II. Untersuchungen über den Lichtgenuss der Pflanzen mit Rücksicht auf die Vegetation von Wien, Cairo und Buitenzorg. Sitzungsb. d. Wiener Akademie. Bd. CIV. Abth. I. 1895.

---

[1]) l. c. S. 189 u. 190.

Wittrock, V. B. Ueber die höhere epiphytische Vegetation in Schweden. Acta Horti Bergiani. Bd. II. No. 6. 1894.

2. Specielle Darstellungen.

Ashe, W. W. The forests, forest lands, and forest products of Eastern North Carolina. Raleigh. 1894.

Brendel, F. Flora Peoriana. Die Vegetation im Klima von Mittel-Illinois. (Ref.) Engler's Botan. Jahrb. Bd. IV. 1883. S. 469.

Christ, H. Das Pflanzenleben der Schweiz. 1879.

Drude, O. I. Vegetationsformationen der centraleuropäischen Flora. Engler's Botanische Jahrbücher. Bd. XI.

— II. Deutschlands Pflanzengeographie. 1. Theil. 1896.

Dusén, P. Ueber die Vegetation der feuerländischen Inselgruppe. Engler's Botanische Jahrbücher. Bd. XXIV. 1897.

Focke, W. O. Ueber die Vegetation des nordwestdeutschen Tieflands. Abhandlungen des naturwissenschaftl. Vereins zu Bremen. 1871.

Göppert, H. R. Skizzen zur Kenntniss der Urwälder Schlesiens und Böhmens. Nova Acta der Leopoldinischen Akad. d. Naturforscher. 1868.

Grevillius. Biologisch-physiognomische Untersuchungen einiger schwedischer Hainthälchen. Bot. Zeit. 1894.

Höck, F. I. Begleitpflanzen der Buche. Botanisches Centralblatt. 1892.

— II. Nadelwaldflora Norddeutschlands. Kirchhoff's Forschungen zur deutschen Landes- und Volkskunde. Bd. VII. 1893.

— III. Begleitpflanzen der Kiefer in Norddeutschland. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. Bd. XI. 1893.

— IV. Brandenburger Buchenbegleiter. Verh. d. botan. Vereins Brandenburg. Bd. XXXVI. 1895.

— V. Die Flora der Nadelwälder Norddeutschlands. Natur 1892.

— VI. Laubwaldflora Norddeutschlands. Forschungen zur deutschen Landes- und Volkskunde IX. 4. Stuttgart 1896.

Kessler, W. Wald und Waldzerstörung auf dem westlichen Continent. Verh. der Gesellsch. für Erdkunde. Bd. XVII. 1890. S. 299.

Kittlitz. Vierundzwanzig Vegetationsansichten von Küstenländern und Inseln des stillen Ozeans. 1850—1852.

Krassnoff, A. Bemerkungen über die Vegetation des Altai. Auszug. Engler's Jahrb. Bd. IX. 1888.

Martin, K. Der patagonische Urwald. Mittheil. des Vereins für Erdkunde zu Halle. 1882. S. 88.

Mayr, H. I. Die Waldungen von Nordamerika. München 1890.

— II. Aus den Waldungen Japan's. München 1891.

Middendorff. Sibirische Reise: Die Gewächse Sibiriens. S. 582 u. f. 1864.

Michaelsen, Dr. W. Reisebericht. In: Hamburger Magalhaensische Sammelreise. Hamburg, Friedrichsen 1896.

Nakamura, Yaroku. Die japanische Waldflora. Unters. aus dem Forstbotanischen Institut zu München. Bd. III.

Pinchot, Gifford and Ashe, W. W. Timber trees and forests of North-Carolina. North-Carolina Geological survey. Winston 1898.

Radde. I. Reisen im Süden von Ostsibirien, 1855—1859. Beiträge zur Kenntnis des russischen Reiches. Bd. XXIII.

— II. Reisen und Forschungen im Kaukasus im Jahre 1865. Petermann's Geographische Mittheilungen 1867.

Rein, J. J. Japan nach Reisen und Studien. Bd. I. 1881. S. 166.

Sargent, Ch. Die Wälder von Nordamerika. Petermann's Mittheil. 1886. S. 238. (Auszug).

Schmidt, Fr. Reisen im Amur-Lande und auf der Insel Sachalin. Mémoires de l'acad. impériale de St. Pétersbourg. VIIe serie. Tome XII. 1868.

Sendtner, O. I. Vegetationsverhältnisse Süd-Bayerns 1854.

— II. Die Vegetationsverhältnisse des bayrischen Waldes. 1860.

Tanaka, Jo. Untersuchungen über die Pflanzenzonen Japan's. Petermann's geogr. Mittheilungen. 1887.

VIII. Die Grasflurformationen der kalttemperirten Gürtel.

1. Allgemeine Oekologie. Wiese und Steppe. Schutzmittel der Wiese gegen die winterliche Trockenheit. Hygrophiler Charakter in der Vegetationszeit. Xerophile Structur der Steppenpflanzen. **2. Vegetationsbilder aus Wiesen- und Steppengebieten.** § 1. Die Wiesen. Europäische Wiesen. Wiesen in ostasiatischen Parklandschaften und in Nord-Amerika. — § 2. Die Steppen. Westlicher Theil der nordamerikanischen Prärie. Die Prärie in Kansas nach Hitchcock, in Nebraska nach Pound und Clements. Die Steppe im Gebiet des Schwarzen Meeres nach Rehmann. Die Hochsteppe bei Alexandrowsk nach Gruner.

1. Allgemeine Oekologie der Grasfluren.

Der Formationskreis der Grasfluren ist in den kalttemperirten Gürteln nur durch Wiesen und Steppen vertreten; die noch in den wintermilden Zonen stellenweise vertretenen Savannen fehlen, indem die Grasflurklimate der höheren Breiten in der gewöhnlich mit bewegter Luft verbundenen starken Winterkälte ein baumwidriges Element besitzen.

Wo die Grenze zwischen Wiesen und Steppen zu ziehen, ist zur Zeit nicht in allen Fällen mit Sicherheit anzugeben, und überhaupt ist die Oekologie der Grasfluren der Aufklärung noch sehr bedürftig. Auch ist der Wiesen- oder Steppencharakter nicht nur vom Klima, sondern auch vom Boden in hohem Grade abhängig und zeigt in unebenen Landschaften raschen Wechsel, indem höhere Stellen von xerophiler, tiefer gelegene von tropophiler bezw. hygrophiler Vegetation eingenommen sind und die Bezeichnung des einen Typus als klimatisch, des anderen als edaphisch ist dann auch sehr willkürlich.

Ob die Wiesen der winterkalten Gürtel zu den tropophilen oder den hygrophilen Formationen zu rechnen sind, läßt sich zur Zeit nicht mit voller Sicherheit entscheiden. Wahrscheinlich wird eine nähere Untersuchung bezüglich des Trockenschutzes während des Winters eine

Entscheidung ermöglichen. Einstweilen scheint es mir, dass einige Erscheinungen als xerophile Schutzvorrichtungen der Wiese gegen die trocknenden Einflüsse der Winterkälte aufzufassen sind, namentlich der Umstand, dass die emporragenden Theile am Schlusse der Vegetationszeit zu Grunde gehen, so dass die Wiese gegen die trocknenden Wirkungen des Windes geschützt und durch die Schneedecke vollkommen überzogen wird.

Während des Winters sind die Spaltöffnungen, wie bei grosser Trockenheit, geschlossen und die chemischen Veränderungen, welche beim Eintritt der Kälte in den Blättern vor sich gehen, stehen vielleicht ebenfalls mit dem Trockenschutz in Zusammenhang. Sie scheinen den submersen Pflanzen zu fehlen. Dennoch ist jedenfalls die Trockengefahr und daher der xerophile Charakter der Wiese im Winter weit geringer als im Walde und das oberflächliche Aufthauen, welches, wegen der damit verknüpften Erwärmung und höheren Transpiration des Gezweiges, nur dem letzteren schädlich ist, kommt im Gegentheil der seichtwurzelnden Wiese zu Gute. In milden Wintern grünt die Wiese ununterbrochen und das Auftreten einzelner Blüthen zeigt, dass die Wachsthums- und Ernährungsvorgänge nicht erloschen sind.

Die Wiesenpflanzen entbehren während der Vegetationszeit ausgeprägter Schutzmittel gegen Transpiration; ihre Structur ist hygrophil, wenn auch in weniger hohem Maasse als diejenige der krautigen Schattenflora der Wälder. Die Laubflächen sind gross, ihre Dicke relativ gering, die Cuticula mässig entwickelt, Schutzüberzüge fehlen oder sind schwach entwickelt, Succulenten und Halbsträucher sind selten, ausser auf trockenem Boden. Hauptbestandtheile der Wiesen sind perennirende, meist büschelartig wachsende, seltener mit kriechenden Rhizomen versehene Gräser, deren bandförmige, flache, krautige, frischgrüne Blätter sich bei trockener Witterung nicht einrollen. Zwischen Ihnen wachsen perennirende und zweijährige — nur wenige einjährige — Kräuter, die der Mehrzahl nach rosettenartige Hauptsprosse besitzen, aus welchen in der Vegetationszeit fertile, vor dem Winter vertrocknende, Seitensprosse sich erheben. Die ganz auf die unterirdischen Theile sich zurückziehenden Stauden sind relativ selten (z. B. Colchicum, Orchis-Arten etc.).

Gräser und Stauden pflegen eine dichte, zusammenhängende Narbe zu bilden. Nur auf sterilerem Boden sind breite Zwischenräume bemoost. Das Auftreten ganz nackter Stellen zeigt zunehmende Trockenheit des Bodens an und die Vegetation nimmt einen xerophilen, demjenigen der Steppen sich nähernden Charakter an. Solche trockene Wiesen, wo tiefwurzelnde Stauden die Gräser zu überwiegen pflegen, werden als T r i f t e n bezeichnet. Ihr Auftreten ist stets auf edaphische Standortseinflüsse zurückzuführen.

Die Steppen der winterkalten Gürtel unterscheiden sich von denjenigen wärmerer Gebiete durch weniger hohen Wuchs. Kleine Holzgewächse, die den Uebergang zum Typus der Savanne bewirken, kommen in ihnen häufiger vor als in den Wiesen, die mit Ausnahme der später zu besprechenden Höhenwiesen oder Matten ganz krautig sind. Namentlich aber sind Halbsträucher in der Steppe häufige Erscheinungen. Die Steppengräser haben im Allgemeinen schmälere Blätter als die Wiesengräser, und dieselben besitzen bei vielen Arten die Eigenthümlichkeit, sich bei trockener Witterung einzurollen. Hierin liegt ein wesentliches aber nicht das einzige Schutzmittel gegen Wasserverlust; es treten außerdem Wachsüberzüge, dicke Cuticula, eine dichtere Structur hinzu. Die Annuellen oder besser Ephemeren sind in der Steppe zahlreicher als in der Wiese, ebenso die Knollen- und Zwiebelpflanzen. Die immergrünen Stauden und Halbsträucher sind meist kleinblättrig und gewöhnlich mit Schutzüberzügen, namentlich mit luftführenden Haaren bedeckt. Succulenten kommen weit häufiger vor als in den Wiesen, namentlich in Nordamerika. Die Grasnarbe der Steppe ist oft von nackten Zwischenräumen unterbrochen; doch gibt es, namentlich in Nordamerika, sehr dicht bewachsene und doch ausgesprochen xerophile Steppen. Die Gräser wachsen meist in Büscheln, doch sind auch kriechende Arten vorhanden, und diese namentlich sind es (z. B. Bulbilis dactyloides in Nordamerika, Fig. 335), welche geschlossene Steppen bilden. Während des Winters sind die oberirdischen Theile typischer Steppen, im Gegensatz zu denjenigen der Wiesen, zum grössten Theile vertrocknet. Wo der Hochsommer regenlos ist, tritt das Vertrocknen bereits während desselben ein.

2. Vegetationsbilder aus Wiesen- und Steppengebieten.

§ 1. **Die Wiesen.** Natürliche Wiesen nehmen anscheinend weniger große Flächen ein als natürliche Steppen und zeigen sich vornehmlich in klimatischen Uebergangsgebieten mit parkähnlichem Vegetationscharakter, d. h. wo Grasfluren und Waldparcellen mit einander abwechseln. Letzteres hängt damit zusammen, daß das feuchtere Wiesenklima dem Baumwuchs günstiger ist als ein echtes Steppenklima.

Möglicherweise hat die natürliche Pflanzendecke Europa's eine solche parkähnliche Physiognomie gezeigt. Das europäische Klima ist nicht ein ausgesprochenes Gehölz- oder Grasflurklima, sondern beiden Formationskreisen gleich günstig und das Auftreten zahlreicher Gewächse, die der Waldflora fehlen, spricht für das einstige Vorhandensein von Naturwiesen. Solche sind allerdings nicht mehr vorhanden, auch da, wo sie ursprüngliches Wiesenareal einnehmen. Mähen, Abweiden, Düngung, verschiedene Meliorationen haben das ursprüngliche Bild einer euro-



Fig. 330. Prärie (Wiese) mit Galleriewald in einem Thale und einzelne Bäume in Bodenvertiefungen. Woodburg, W.-Jowa. Nach einer Photographie von Herrn Prof. J. M. Coulter.

päischen Wiese unzweifelhaft in tiefgreifender Weise modificirt. Von einer Einzelschilderung der mitteleuropäischen Wiese soll daher hier abgesehen werden.[1])

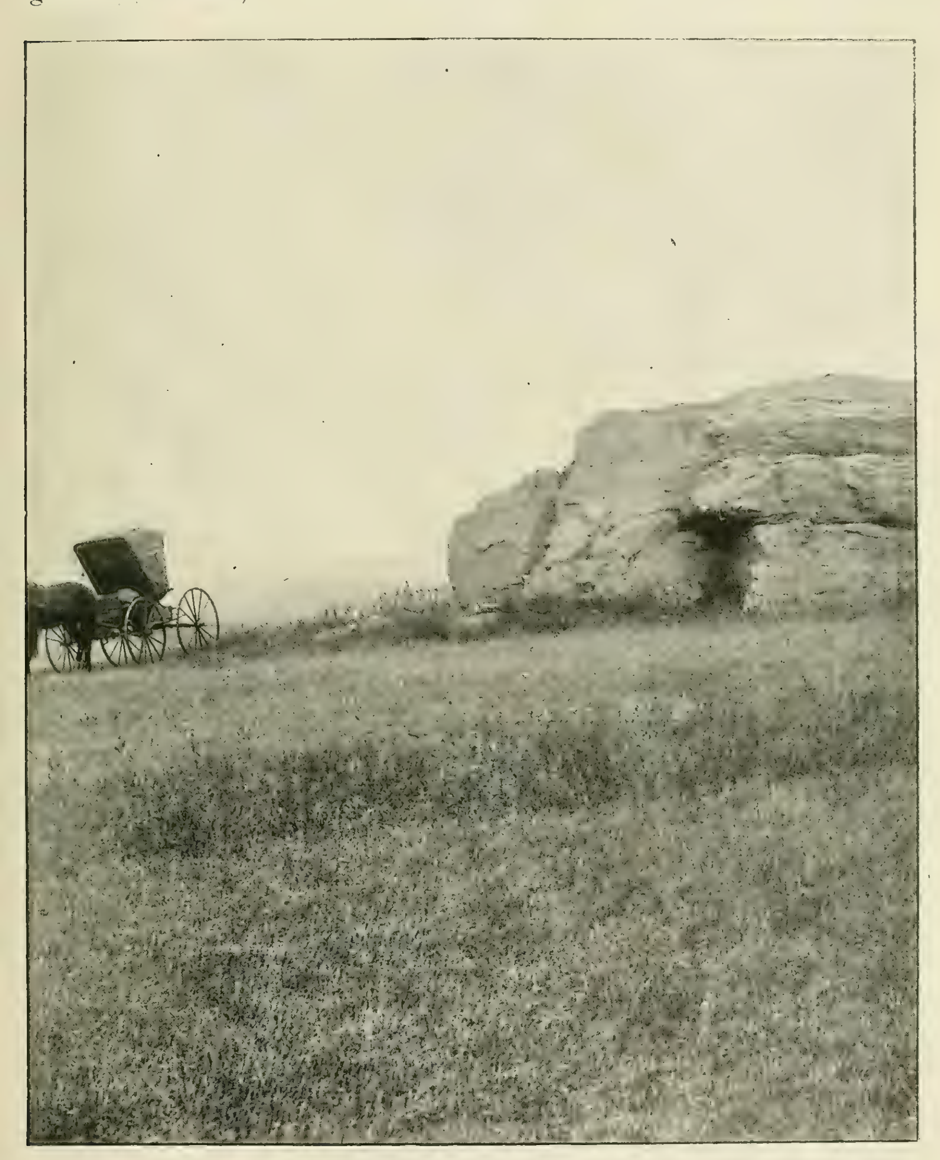


Fig. 331. Typische natürliche Prärie in Jowa (Cherokee Co.). Der dunkele Streifen in der Mitte entspricht einem früheren Pfade. Nach einer Photographie von Herrn Prof. Coulter.

Ueppige Urwiesen zeigen sich in den Parklandschaften am Amur,

[1]) Treffliche Darstellungen haben Drude l. c. S. 339, Stebler u. Schröter sowie Weber gegeben.

in Kamtschatka (Fig. 324), auf der Insel Sachalin (Fig. 323, 325, 326). In derselben zeigen manche Kräuter, namentlich Umbelliferen und Spiraea-Arten grösste Ueppigkeit und werden oft weit über manneshoch. Wahrscheinlich werden, wie in klimatischen Uebergangsgebieten überhaupt, kleine Unterschiede des Bodens für das wechselnde Auftreten der beiden Vegetationsformen maassgebend sein; ein mehr durchlässiger oder durch Infiltration von seitwärts in der Tiefe feuchter Boden wird die Gehölze, ein wenig durchlässiger, nur oberflächlich benetzter Boden die Grasflurparcellen hervorrufen. Doch liegen darüber keine Berichte vor.

Das grösste natürliche Wiesengebiet dürfte dasjenige der östlichen Prärie in Nordamerika sein, doch ist manchmal die Ansicht ausgesprochen worden[1]), dass dasselbe ursprünglich von Wäldern bedeckt war, welche durch die Indianer vernichtet wurden, um Grasflächen für die Büffel zu schaffen. Stichhaltige Gründe werden für diese Ansicht allerdings nicht gebracht. Doch wird es wohl kaum möglich werden, Sicherheit darüber zu erlangen.

§ 2. **Die Steppen.** Die Steppengebiete haben mehr als die meisten Wiesengebiete, wenigstens stellenweise ihre ursprüngliche Physiognomie bewahrt, indem sie von Menschen weniger dicht bevölkert sind und behufs ihrer Umwandlung in Culturland höhere Ansprüche stellen als die ersteren. Namentlich ist der *westliche Theil der nordamerikanischen Prärie*, in Dakota, Nebraska, Kansas und Texas, unzweifelhaft eine ursprüngliche, wenn auch neuerdings vielfach modificirte Steppe, deren xerophiler Charakter in ost-westlicher Richtung zunimmt, so dass er am Missouri in den Wiesen, am Fuss der Felsengebirge in den Wüstentypus übergeht.

Hitchcock hat von der trockenen, westlichen Steppe im Staate Kansas, eine anschauliche Schilderung entworfen:

Die Prärie ist mehr ausgedehnt als alle übrigen Formationen zusammen. Die westliche Hälfte des Staates liegt in dem unter dem Namen „Great Plains“ bekannten Gebiet, welches sich westlich bis zu den Felsengebirgen, südlich bis nach Texas und nach Norden weit erstreckt. Das Land in diesem Gebiet ist nahezu flach, hier und da durch Flussthäler unterbrochen. „Man kann viele Meilen reisen, ohne irgend eine sichtbare, die Eintönigkeit der nach allen Richtungen bis zum Horizont sich ausdehnenden Ebene, unterbrechende Anhöhe zu erblicken. Es gibt keine Bäume, keine Sträucher (obwohl viele Pflanzen an der Basis verholzt sind), keine hohen Kräuter . . .“

Folgende Pflanzen sind für die westliche Ebene charakteristisch: Erysimum asperum, Polygala alba, Malvastrum coccineum, Linum rigidum,

---

[1]) Vgl. Mayr l. c. S. 231.



Fig. 332. Hochland-Prärie in Jowa (Plymouth Co.). Im Hintergrund Culturland. Nach einer Photographie des Herrn Prof. J. M. Coulter.

Sophora tomentosa, Psoralea tenuiflora,[1] Cereus viridiflorus (S. W. Kansas), Opuntia Rafinesquii, O. Missouriensis, O. fragilis, Gutierrezia[2] Euthamiae, Aplopappus[2] spinulosus, Evax prolifera,[2] Engelmannia pinnatifida,[2] Thelesperma[2] gracile, Artemisia Wightii, Senecio Douglasii, Cnicus ochrocentrus, Asclepias Jamesii, Krynitzkia[3] crassisepala, Ipomoea leptophylla, Solanum triflorum, Chamaesaracha[4] sordida, Verbena bipinnatifida, Cladothrix[5] lanuginosa, Chenopodium olidum, C. Fremonti incanum, Allium Nuttallii, Aristida purpurea, Munroa squarrosa (Fig. 336), Elymus Sitanion. Die folgenden dehnen sich weiter in östlicher Richtung aus: Kuhnia[6] eupatorioides, Liatris[6]



Fig. 333. Typische natürliche Prärie (Präriegras-Formation). Sporobolus asperifolius, Koeleria cristata, Panicum scribnerianum. Lincoln, Nebraska. 375 m ü. M., 19. März 1898. Photographie von Herrn Prof. Bessey.

punctata, Solidago Missouriensis, Ambrosia psilostachya, Lepachys[6] columnaris, Echinospermum Redowskii occidentale, Evolvulus argenteus, Solanum rostratum, Oxybaphus[7] angustifolius, Andropogon furcatus, A. scoparius, Chrysopogon nutans (diese drei Gräser herrschen in den östlichen Prärieen vor), Schedonnardus Texanus,[8] Bouteloua[8] oligostachya, B. racemosa, Buchloe[8] dactyloides (Fig. 335), Koeleria cristata, Eatonia[8] obtusata.

Die Physiognomie der westlichen Ebenen ist eigenartig. Die herrschende Pflanze ist das Büffelgras (Buchloe dactyloydes, Fig. 335), oft

[1]) Papilion. [2]) Composit. [3]) Boragin. [4]) Solan. [5]) Amarant. [6]) Composit. [7]) Nyctagin. [8]) Gramin.

mit Beimischung des Gramagrases (Bouteloua oligostachya). Sie bilden eine dichte graugrüne Matte von zwei oder drei Zoll Höhe. Die übrigen Gewächse sind hier und da in dem Rasen zerstreut. Die Opuntien fallen in die Augen, obwohl sie auf der Kante liegen und sich nur wenig über das Gras erheben. Die am meisten augenfälligen Pflanzen sind jedoch Asclepias Jamesii und Cnicus ochrocentrus, welche ein bis zwei Fuss Höhe besitzen.[1])

Galleriewälder sind namentlich längs derjenigen strömenden Gewässer entwickelt, welche nicht oder nur selten austreten. Die vorherrschenden Bäume sind: Asimina triloba, Tilia americana, Acer dasycarpum, Negundo aceroides, Cercis canadensis, Gymnocladus canadensis, Gleditschia triacanthos, Ulmus americana, Celtis occidentalis, Morus rubra, Platanus occidentalis, Junglans nigra, Carya olivaeformis, C. sulcata, C. amara, Quercus macrocarpa, Q. palustris, Salix amygdaloides, S. nigra, Populus monilifera. Die Sträucher (und Lianen) sind: Menispermum canadense, Xanthoxylum americanum, Vitex cinerea, V. cordifolia, Aesculus arguta, Staphylea trifolia, Ribes gracile, Sambucus canadensis, Symphoricarpos vulgaris, Smilax hispida.[2])

In vortrefflicher Weise ist neuerdings durch Pount und Clements die Oekologie des zum grossen Theile zu dem ursprünglichen Präriengebiete gehörigen Staates Nebraska dargestellt worden. Die Grasflur bedeckt weite wallende Flächen und nimmt an tieferen feuchteren Stellen mehr wiesenartigen, auf den Rücken typischen steppenartigen Charakter an. Ausserdem ist letzterer auf Thonboden (Buffalogras-Formation) mehr xerophil, als auf Lehmboden (Präriegras-Formation).

Ausser an trockenen Standorten stellt die Präriegras-Formation einen geschlossenen Rasen dar, mit Sporobolus asperifolius, Koeleria cristata, Eatonia obtusata und Panicum scribnerianum als vorherrschende Arten. Zeitlich zeigt die Formation abwechselnd ein frühjahrliches und ein sommerlich-herbstliches Gepräge. Im ersteren besteht die Prärie vorherrschend aus Gräsern, zwischen welche zahlreiche Frühblüthler zerstreut sind. Letztere haben theils unscheinbare Blüthen, wie Draba caroliniana, Androsace occidentalis, Scutellaria parvula, und die überaus häufige Antennaria campestris; andere, wie Peucedanum foeniculaceum und Carex pennsylvanica haben zwar kleine, aber zu vielgliedrigen gelben Inflorescenzen vereinigte Blüthen; grossblüthige Arten sind an höheren Standorten namentlich Astragalus crassicarpus, Baptisia bracteata,[3]) Anemone caroliniana, Comandra umbellata,[4]) an tieferen Stellen aber Allium mutabile, Callirhoe alcaeoides,[5]) C. involucrata, Lithospermum angustifolium, Viola pedatifida.

Das sommerliche und herbstliche Gepräge ist in erster Linie durch zahlreiche blühende Pflanzen beherrscht. Namentlich zahlreich zeigen sich Arten von Amorpha,[6]) Solidago, Verbena, Kuhnistera,[6]) während des Frühherbstes solche von Aster und Laciniaria.

---

[1]) Hitchcock l. c. S. 63 u. f. [2]) Hitchcock l. c. S. 68. [3]) Papilion. [4]) Santal. [5]) Malvac. [6]) Pound and Clements l. c. S. 244 u. f.

Die sehr niedrigen, vollständig geschlossenen Rasen der trockenen Buffalogras-Formation sind oft ausschliesslich von Bulbilis dactyloides gebildet (Fig. 335). Andere Gräser (Bouteloua curtipendula und oligostachya etc.) treten zurück und Kräuter sind ebenfalls sehr beschränkt (Asclepias pumila, Verbena pennatifida).[1]

Die Ursteppe im Gebiete des Schwarzen Meeres wird von Rehmann, nach Beobachtungen am Ingul, mit folgenden Worten in ihrer Physiognomie geschildert:

„Die Zahl der Species, welche den ursprünglichen Pflanzenteppich bilden, ist sehr bedeutend und die Gruppirung derselben kann je nach der Beschaffen-



Fig. 334. Natürliche Prärie bei Lincoln (Nebr.). 375 m ü. M. März. Im Vordergrund: Wagenspuren mit Andropogon — ihrem steten Begleiter — im Hintergrund die Präriegras-Formation. Nach einer Photographie von Herrn Prof. Bessey.

heit des Bodens sehr mannigfaltig sein. Das wichtigste Merkmal dieser Vegetation bildet aber hier das gesellschaftliche Vorkommen von Stipa pennata und Stipa Lessingiana; beide Species sind an einen trockenen, sterilen Boden gebunden und bedecken mit einem homogenen Rasen alle höheren Positionen; an tieferen, mehr fruchtbaren Stellen nimmt die Menge des Grases ab und an seine Stelle tritt eine Reihe von anderen krautartigen Gewächsen; sehr selten, nur an feuchteren, an Ufern der Gewässer oder in Niederungen gelegenen Standorten verschwindet die Stipa gänzlich und ihr Mangel wird

[1]) Pound and Clements l. c. S. 244 u. f.

durch das Erscheinen einiger sehr charakteristischer, nur solchen Stellen eigenthümlicher Pflanzen begleitet. Dieses Verhältniss bleibt sehr constant und wiederholt sich auf der chersonischen Steppe mit grosser Genauigkeit. Alle trockenen erhabenen Stellen sowohl am Boh wie am Ingull werden fast ausschliesslich von Stiparasen bedeckt; die Zahl der accessorischen Bestandtheile, welche an solchen Stellen die Stipareiser begleiten, ist aber gering; ich fand nur Euphorbia Gerardiana, E. nicaeensis, Erysimum repandum, Arenaria graminifolia, Astragalus vesicarius und Gypsophila paniculata; sie treten in sehr geringer Zahl von Exemplaren auf und spielen nur eine untergeordnete Rolle. Von Weiten gesehen, machen solche mit Stipaformation bedeckte Stellen den Eindruck sandiger Hügel; in der Nähe verwandelt sich die sandgraue Farbe in ein Silberweiss und der Anblick dieser flüchtigen, ewig hin und her schwebenden Fluren erinnert lebhaft an leicht bewegte Wasserwellen und macht trotz seiner ganzen Monotonie einen milden und anmuthigen Eindruck. Viel interessanter gestaltet sich das Bild an tieferen Stellen, wo die Stiparasen etwas abnehmen; zahlreiche, nur diesen Gegenden eigenthümliche Pflanzenarten, nehmen den von den Stiparasen theilweise befreiten Boden in Anspruch, die mannigfaltigsten Formen erscheinen nebeneinander und bilden ein buntes Gemisch von Blättern, Stengeln, Blumen und Blüthenständen und die Vegetation der Steppe pflegt dann auf verhältnissmässig geringen Räumen eine Mannigfaltigkeit zu entwickeln, von welchen unsere nordischen Wiesen nur einen sehr schwachen und ungenauen Begriff geben können. Die erste Stelle unter den Steppenbewohnern nimmt die Crambe tatarica ein, sie bildet Gruppen von prachtvollen, zwei Fuss breiten, gefiederten Blättern und hohen verästelten Blumenschäften; zwischen den Stiparasen wachsen zahlreich die Compositen (Serratula, Jurinea und Centaurea) und ihre grossen, blauen oder gelben Blumenköpfe erheben sich auf den schlanken Stielen hoch über das silberne Gefieder der Stipa, und zwischen dem lockeren Gehälm der Gramineen (Triticum, Poa, Hierochloa); versteckt entfalten Iris humilis und I. hungarica ihre niedlichen, kurzgestielten, blauen Blumen. Ein buntes Blätterwerk bilden die Labiaten (Phlomis, Salvia) und höchst eigenthümliche Astragalus-Arten verlieren ihre grossen, gelben Blumenbouquets in der Masse ihrer gefiederten Blätter. Einen sehr wichtigen Bestandtheil dieser Vegetation bilden einige Euphorbien; ihre steifen, aschgrauen Stengel wachsen in dichten, zusammengeschlossenen Nestern zerstreut über die ganze Steppe und bilden einen auffallenden Contrast mit dem lockeren Gewebe anderer Pflanzenformen. Von strauchartigen Pflanzen kommt hier nur Caragana frutescens in Menge vor, ihre niederen Stengel verschwinden aber unter den erhabenen Gestalten anderer Pflanzen; dasselbe Schicksal trifft auch Spiraea crenata. Sehr charakteristisch für diese Vegetation ist auch der vollkommene Mangel von Cyperaceen."[1])

Gruner hat die Hochsteppen im Gebiete von Alexandrowsk genauer geschildert: Die Frühlingsflora der Hochsteppe ist eine sehr arme und einförmige, was zum Teil dadurch bedingt ist, dass die massenhaft auftretenden Arten häufig auf eng begrenzte Bodenareale beschränkt sind und

[1]) l. c. S. 25—27.



Fig. 335. Nordamerikanische Präirienflora. Bulbilis (Buchloe) dactyloides (Nutt.) Raf. *1* Weibliche, *2* männliche Pflanze. Nat. Gr. Herb. Berlin.

entweder gelb oder unscheinbar blühen. Die erste Frühlingsflora von März bis Mitte April ist nur durch wenige Familien vertreten, von welchen folgende nach Zahl der Arten und Individuen die Hauptrolle spielen: Liliaceen (Gagea, Tulipa, Hyacinthus, Bulbocodium), Ranunculaceen (Ceratocephalus), Cruciferen (Alyssum minimum, Draba verna, Sisymbrium thalianum), Rosaceen (Potentilla opaca), Scrophulariaceen (Veronica triphyllos, praecox, verna, agrestis) und Cyperaceen (Carex stenophylla, Schreberi). Der Uebergang zur späteren Frühlingsflora wird durch Amygdalus nana, Valeriana tuberosa, Androsace elongata und maxima, Vinca herbacea, Iris pumila vermittelt. Die spätere Frühlingsvegetation, welche den Monat Mai und etwa ein Drittel des Juni umfasst, ist die Zeit des üppigsten Pflanzenwuchses in der Hochsteppe.

Der Habitus der Hochsteppe wird um diese Zeit namentlich durch folgende Arten bedingt: Ranunculus illyricus, Glaucium corniculatum, Erysimum canescens, Lepidium perfoliatum, Coronilla varia, Achillea Millefolium, Carduus hamulosus, Echinospermum Lappula und E. patulum, Thymus Marschallianus, Ajuga genevensis, Euphorbia Gerardiana, E. nicaeensis und zahlreiche Gramineen, namentlich Stipa Lessingiana, Poa bulbosa, Bromus squarrosus und B. tectorum, Koeleria cristata.

Im Juni erlischt an den vorherrschenden höheren Stellen die Vegetation gänzlich mit Ausnahme der Euphorbia und Stipa-Rasen, die Mehrzahl der Sommerpflanzen zeigt sich an minder vertrockneten Stellen, namentlich in den durch das Regenwasser hervorgerufenen Furchen und Ravinen (Balkas). Mehrere der Frühlingspflanzen zeigen sich noch im Sommer (Glaucium, Isatis tinctoria, Coronilla, Achillea Millefolium etc.), andere sind auf die letztere Jahreszeit beschränkt und unter diesen sind besonders häufig: Malva borealis, Melilotus alba und M. officinalis, Portulaca oleracea, Centaurea diffusa, Onopordon Acanthium, Lactura Scariola, Taraxacum serotinum, Verbascum Lychnitis, Linaria vulgaris und L. genistaefolia, Marrubium vulgare, Teucrium Polium, Statice scoparia, Polygonum Convolvulus, Ceratocarpus arenarius, Triticum cristatum, Eragrostis poaeoides, Stipa capillata, Setaria viridis.

Die Herbstflora endlich ist durch die Behaarung der meisten Arten, welche die Steppe vegetativ wie mit einem grauen Gewande bekleidet, charakterisirt: „Zwischen den verstümmelten und doch mit einigen Blüthenästchen besetzten Pflanzen der Sommerflora und deren vertrockneten Ueberresten erhebt sich eine neue Vegetation, deren Hauptrepräsentanten Salsolaceen, Artemisien, Polygonum Bellardi und aviculare, Amaranthus retroflexus und Xanthium spinosum sind. Von den ersteren treten namentlich Salsola Kali, Atriplex laciniata, Chenopodium album, Ceratocarpus arenarius und Echinopsilon sedoides in einer solchen Unmasse von Individuen auf, dass sie in dieser Hinsicht, wenn überhaupt, so bloss von Artemisia austriaca, Xanthium spinosum und Amaranthus retroflexus übertroffen werden, von denen namentlich die beiden erstgenannten in gedrängtem Stande ganze Flächen überziehen, erstere mehr der Hochsteppe, letztere mehr dem unteren Theile der Abhänge den Vorzug gebend. Wegen des geselligen Wachsthums und der verhältnissmässig nicht unbedeutenden Grösse der Einzelindividuen machen sie sich mehr bemerkbar, als es andere Gewächse, wie z. B. Atriplex laciniata,

Polygonum aviculare, Portulaca oleracea und Eragrostis poaeoides trotz der colossalen Individuenzahl zu thun vermögen. . . ."

„Von Einfluss auf den Charakter der Herbstvegetation sind wegen ihrer grossen Häufigkeit noch folgende Pflanzen: Taraxacum serotinum, Achillea Millefolium, Polycnemum arvense, Artemisia campestris und A. scoparia, sowie ferner Artemisia Absinthium, Chenopodium opulifolium, Atriplex nitens, A. rosea und Kochia prostrata, die zwar reichlich genug auftreten, aber doch nicht allenthalben vorkommen. . . . Eine wichtige Rolle spielen dagegen auch jetzt noch die Euphorbien (E. nicaensis), indem sie, wenngleich auch nur selten mit Blüthen geschmückt, durch ihr verhältnissmässig lebhaftes Grün von dem einförmigen Grau der maassgebenden Pflanzen angenehm abstechen. Im September und October mischt sich zu der letzteren Farbe auch das freudige Grün des hervorsprossenden Grases" (S. 106 bis 110).

Der Uebergang des Waldgebietes in das Steppengebiet Südrusslands wird von Rehmann folgenermaassen geschildert:

„Die natürliche Grenze des Steppengebietes wird durch Eichenbestände angezeigt; der Verlauf der Grenzlinie ist nicht überall gleichmässig, am tiefsten dringen die Wälder in das Steppengebiet mit dem Flussbette des Dniester und des Boh herein. . . ."



Fig. 336. Nordamerikanische Prärienflora: Munroa squarrosa Torr. (Nutt.) Nat. Gr. Kgl. Herb. Berlin.

„An dieser ganzen Linie treten die Wälder in kleinen, zerstreuten Partieen auf und ihre Existenz ist fast überall, wo ich sie gesehen habe, an Thäler und tiefere Schluchten gebunden; sie bedecken die inneren Ufer dieser Vertiefungen und pflegen sich von denselben gar nicht zu entfernen. Die grossen Strecken des ebenen Landes, welches zwischen den hiesigen Flussthälern und Schluchten liegt, sind noch vollkommen waldlos, mit der charakteristischen Steppen-Vegetation bedeckt und stehen in dem engsten Zusammenhange mit dem eigentlichen Steppengebiete. Aber auch weiter gegen Norden, wo die Wälder schon in die Ebene heraustreten, sind ihre Dimensionen sehr gering

und das Verhältniss zu der gesammten Oberfläche des Landes unbedeutend, dasselbe wird noch immer überwiegend von krautartigen Formationen beherrscht. Alle Wälder an der ganzen Grenzlinie sind fast ohne Ausnahme reine Eichenwälder; sie werden durchgehends von Quercus sessiliflora gebildet, in geringer Menge erscheint zuweilen Q. peduncalata und Q. pubescens; sehr selten findet man, und zwar nur am Rande der Eichenbestände, eine Beimischung von Acer campestre, Ulmus effusa, U. campestris und Carpinus betulus. In solchen Eichenwäldern treten gewöhnlich sehr zahlreich die hiesigen Gesträuche auf und bilden einen dichten Unterwuchs, an welchem sich stellenweise die zierliche Rosa altaica betheiligt; wenn dieser Unterwuchs mangelt, so bedeckt sich der Boden mit einer grossen Menge krautartiger Pflanzen, welche eine sehr üppige und mannigfaltige, wiesenartige Vegetation darstellen und fast überall gemähet werden.“ Die hier mitgetheilte Liste der hauptsächlichsten Bestandtheile dieser Waldwiesen zählt eine Reihe von Arten auf, die meist auch bei uns in Wäldern und auf grasigen Waldlichtungen, namentlich bei Kalkunterlage, vorkommen.

„Nebst der Eiche tritt an der Grenze des Waldgebiets in hervorragender Weise Carpinus Betulus auf, so, dass Eichen- und Weissbuchenstände ausschliesslich Waldformationen an der Grenze des Steppen- und des Waldgebietes bilden. Die Weissbuche erscheint zuweilen in vereinzelten Exemplaren am Rande der Eichenwälder, sonst bildet sie aber selbstständige Bestände, welche mit den Eichenwäldern in gar keinem Zusammenhange stehen und von denselben sich durch ihre eigenthümliche Physiognomie in auffallender Weise unterscheiden. Während in einem Eichenwalde die Bäume sehr zerstreut, aber in ansehnlichen Exemplaren auftreten, werden die Weissbuchenbestände von lauter schlanken, dünnen und schwachen Exemplaren gebildet, welche aber in enormer Zahl auftreten und ein undurchdringliches, dunkles Dickicht darstellen. In solchem Zustande verträgt die Weissbuche keine anderen Bäume und Gesträuche, der reichliche Unterwuchs der Eichenwälder fehlt hier durchaus. Die Gesträuche können hier wegen Mangel an Licht nicht gedeihen und dieselbe Ursache scheint auch alle krautartigen Pflanzen zu vertreiben.“ [1]).

Auswahl der Literatur.

Drude, O. Deutschlands Pflanzengeographie. Bd. I. S. 339.

Gruner, L. Zur Charakteristik der Boden- und Vegetationsverhältnisse des Steppengebiets und der Dniepr- und Konka-Niederung unterhalb Alexandrowsk. Bullet. de la Société impér. des natural. de Moscou. Année 1872. No. 1.

Hackel, E. Ueber einige Eigenthümlichkeiten der Gräser trockener Klimate. Verhandl. der zoolog.-botan. Gesellsch. Wien 1890.

---

[1]) Rehmann l. c. S. 47—50.

Hitchcock, A. S. Ecological plant geography of Kansas. Transactions of the Academy of science of St. Louis. Vol. VIII. 1898.

Krassnow, A. I. Geol.-botanische Untersuchungen in den Kalmükensteppen. Nachrichten der Kais. russischen geographischen Gesellschaft. Bd. XXII. (Russisch.) 1886. (Ref. v. Herder's in Engler's Jahrb. Bd. X. 1889).

— II. Die Grassteppen der nördlichen Halbkugel. 1894. (Russisch. Vgl. Kusnezow.)

Krause, E. H. L. Die Steppenfrage. Globus 1894.

Kusnezow, N. J. Uebersicht der in den Jahren 1891—1894 über Russland erschienenen phyto-geographischen Arbeiten. § 5. Das Steppengebiet des europäischen Russlands. Engler's Botan. Jahrbücher. Bd. XXVI. 1898 (Referat über Arbeiten von Krassnow, Tanfiljew u. A. Nur Seite 16—32 konnten noch benutzt werden).

Middendorf, A. v. Die Barabá. Mém. de l'ac. imp. de Saint Pétersbourg. Tome XIV. 1870.

Pound, R. and Fr. E. Clements. The Phytogeography of Nebraska. I. General Survey. Lincoln, 1898.

Rehmann, A. Einige Notizen über die Vegetation der nördlichen Gestade des schwarzen Meeres. Brünn 1872.

Stebler und Schröter. Beiträge zur Kenntniss der Matten und Weiden der Schweiz. Landw. Jahrb. d. Schweiz. X. 1892.

Tschirch, A. Beiträge zu der Anatomie und dem Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter. Pringsheim's Jahrbücher. Bd. XIII. 1882.

Weber, C. Ueber die Zusammensetzung des natürlichen Graslandes in Westholstein, Dithmarschen und Eiderstedt. Schriften des naturw. Vereins für Schleswig-Holstein. Bd. IX. 1892.

IX. Die Wüsten.

Einleitung. Verbreitung und Klima der Wüsten im Allgemeinen. **1. Die Wüsten der östlichen Hemisphäre.** § 1. Das nordafrikanische und südwestasiatische Wüstengebiet. Ausdehnung. Klima. Landschaftscharakter. Flora der Frühlingsregen. Bedeutung des Grundwassers für die Vegetation. Schutzmittel der Pflanzen gegen Wasserverlust. Wüstenformationen im äquatorialen Ostafrika. — § 2. Das west- und centralasiatische Wüstengebiet. Klima. Charakterpflanzen. Physiognomie der Wüste am Kaspimeer. — § 3. Die südafrikanische Wüste. Ausdehnung. Klima. Vegetationscharakter in der Littoralwüste, in der Karroo. Welwitschia mirabilis. Acanthosicyos horrida. — § 4. Die australische Wüste. **2. Die Wüsten Amerikas.** § 1. Die nordamerikanische Wüste. Ausdehnung. Klima. Untere Sonora-Region. Charakterpflanzen. Standorts-Oasen. Obere Sonora-Region. Schutzmittel gegen Trockenheit. Flora der Frühlingsregen. Die „Badlands" in Dakota und Nebraska. Wüste Plateaulandschaften am östlichen Fuss der Rocky mountains. — § 2. Die mexikanischen Wüsten und Halbwüsten. Klima. Vegetationscharakter nach G. Karsten. — § 3. Südamerikanische Wüsten. Physiognomie der patagonischen Wüste nach Niederlein.

Einleitung.

Die ausgedehntesten Wüsten befinden sich in der Nähe der Wendekreise, die sie auf der Aequatorseite nur wenig, nach der Polseite beträchtlich überschreiten. Da wir ausserdem über die Vegetation der temperirten Wüsten besser unterrichtet sind als über diejenige der tropischen, so soll dieses Kapitel Klima und Vegetation der Wüsten im Allgemeinen behandeln.

Das grösste Wüstengebiet erstreckt sich von der atlantischen Küste Afrika's zwischen dem 20° und 30° N. B. quer durch den ganzen Continent, wo es sich stellenweise nach dem Norden hin erbreitert, über Arabien, Süd-Persien und Belutschistan nach der nordwestlichen Ecke Vorderindiens. Das zweitgrösste Wüstengebiet umfasst einen grossen Theil Centralasiens vom Kaspimeer bis zu den Gebirgen, die die Mongolei von der Mandschurei trennen. Nord-Amerika besitzt ein kleineres zwischen dem 30° und 40° N, 120° und 112° W gelegenes Wüstengebiet, zu welchem namentlich die Staaten Utah, Nevada, ein Theil

Arizona's, das südliche Californien gehören und das sich in die Halbwüsten der mexikanischen Hochebene fortsetzt. Die grösste Wüste in der südlichen Hemisphäre ist die centralaustralische, kleinere Wüsten besitzen das südwestliche Afrika, der schmale westliche Küstenstrich Süd-Amerikas von 5^0 S. B. bis 30^0 S. B., das westliche Argentinien und das östliche Patagonien.

Die Regenmenge ist natürlich in diesen verschiedenen Wüstengebieten eine ungleiche, doch übersteigt sie nie 30 cm und bleibt meist wesentlich tiefer. Nach der Zusammenstellung Woeikof's wäre der regenärmste Punkt der Erde, soweit meteorologische Beobachtungen vorliegen, Copiapo in Chile mit durchschnittlich 1 cm im Jahr. Weniger als 10 cm haben nach demselben Autor: Fort Mohave in Arizona 6 cm, San Juan in Argentinien 7, Serena in Chile 4, Suez 6, Nukusi am Amu-Daria 7, Petro-Alexandrows 6, Leh in Westtibet 7, Aden 5, die Insel-Ascension 8. Auch die Vertheilung der spärlichen Regenmenge über das Jahr ist eine ungleiche. In der Sahara sind die Niederschläge unregelmässig, doch wohl vorwiegend im Frühjahr. Am Amu-Daria und in Nord-Chile ist das Maximum im Herbst, in Australien im Sommer. Doch haben bei der Spärlichkeit der Niederschläge solche Maxima und Minima keine praktische Bedeutung; die Vegetationsperioden sind von der Wärme abhängig, welche die schädlichen Wirkungen der Trockenheit erhöht und daher zur Zeit ihres Maximum das Pflanzenleben zur Ruhe bringt. Im gleichen Sinne wie die Wärme wirkt die Lufttrockenheit, die in Wüsten weit grösser zu sein pflegt, als in Gehölz- und Grasflurgebieten, und im Sommer ihre Maxima aufweist.

Die Oekologie der meisten Wüstenfloren ist bis jetzt nur sehr wenig bekannt, so dass die folgenden Darstellungen ganz fragmentarischen Charakter tragen.

1. Die Wüsten der östlichen Hemisphäre.

§ 1. **Das nordafrikanische und südwestasiatische Wüstengebiet.** Zwischen 35^0 und 20^0 n. B., 18^0 w. L., und 70^0 ö. L. zieht sich bandförmig quer durch Nordafrika, Arabien, Süd-Persien und Belutschistan bis über den Indus ein vorwiegend von Hochebenen gebildetes Gebiet, in welchem die Niederschläge jährlich weniger als 20 cm betragen, sodass die Vegetation durchaus wüstenartiges Gepräge zeigt. Bezüglich seiner Wärmeverhältnisse gehört dieses grösste aller Wüstengebiete dem Gürtel der milden Winter an; nur an seinen nördlichsten Punkten treten im Winter leichte Fröste und vergängliche Schneefälle auf. Die Sommertemperaturen gehören zu den höchsten der Erde und fallen mit der Zeit grösster Trockenheit zusammen; in einem grossen Theile dieses Wüstengebietes beträgt die Julitemperatur 36^0 und darüber.

Die folgenden Tabellen bringen genauere Daten für einen extrem westlichen (Kap Juby), zwei mittlere (Ghardaia und Kairo) und einen extremöstlichen Punkt (Multan) des nordafrikanischen und südwestasiatischen Wüstengebiets.

Tabelle I.

Kap Juby. 27° 58′ N., 12° 52′ W., am Meere. 1885.

	Temperatur			Relative Luft-feuchtigk.	Bewölkung	Windstärke	Regenmenge	
	Mittel	Absol.	Extreme					
Januar	16.0	24.8	9.4	81.5	3.5	2.7	44.8	
Februar	16.8	39.8	10.9	86.0	4.4	3.2	19.0	
März	16.3	20.2	10.7	83.0	4.0	3.4	8.1	
April	16.8	20.1	12.1	83.0	4.9	3.8	7.1	
Mai	17.5	20.2	15.4	92.0	6.8	2.5	0	
Juni	19.2	22.9	15.6	91.0	3.5	2.0	0	Vorherrsch. Winde: NE u. NNE das ganze Jahr
Juli	19.1	22.3	16.9	93.0	6.0	2.0	0	
August	20.2	26.7	17.1	94.0	3.0	2.0	0	
Septmbr.	20.4	28.7	15.5	92.0	3.8	2.6	34.7	Regentage mit mehr als 0.3 mm 1884 : 52 1885 : 55
October	18.8	25.9	13.6	92.0	4.6	3.0	55.9	
Novmbr.	18.1	25.7	11.6	89.0	2.2	3.4	38.1	
Decmbr.	16.8	25.0	9.3	87.0	3.9	3.2	17.3	

1885 : 225.0
1884 : 138.5
Meteorol. Zeitschrift 1887, S. 26.

Tabelle II.

Ghardaïa. 1887—1892. 32° 35′ n. B., 3° 40′ E. 520 m ü. M.

	Temperatur Mittlere		Relative Feuchtigkeit			Bewölkung	Regenmenge
	Monats-	Extreme	7 Uhr	1 Uhr	7 Uhr		
Januar	0.0	20.7	70	40	53	1.2	19
Februar	1.0	23.8	64	31	42	1.3	7
März	3.3	30.7	54	26	34	1.5	15
April	7.7	34.3	46	21	28	1.3	8
Mai	10.1	39.0	40	17	22	1.4	17
Juni	16.4	45.1	31	14	18	0.9	1
Juli	22.3	47.4	28	12	15	0.7	0
August	19.9	46.6	33	15	17	0.5	2
September	15.1	42.6	44	19	22	1.5	4
October	8.1	36.7	55	31	39	1.7	3
November	2.6	27.1	67	37	49	1.6	16
December	0.9	21.1	71	45	55	1.6	28
			50	26	33		114

Zu Ghardaïa gab es 1891 8 Regentage mit messbarer Menge, 46 mit unmessbarer; 1892 resp. 18 und 23. — Die absoluten Temperaturextreme zu Ghardaïa waren innerhalb 5 Jahre: 50° Juli 1891 und — 1° December 1889 und Januar 1891. Die Jahressumme des Regens war 1886—1892 (in Millimetern): 128, 145, 131, 53, 110, 87, 144.

Meteorolog. Zeitschr. 1893, S. 471.

Tabelle III.

Kairo. 30° 5′ N., 31° 17′ E. 33 m ü. M.

	Temperatur (1868—87)			Feuchtigkeit		Be-wöl-kung	Mittlere Ver-dunstung	Wind-geschwind.[1]	Regen-menge		Regen-tage	
	Mittel	Abs.	Extr.	Rel.	Mittl. Min. (4 J.)	(15 J.)	(2 J.)	(2 J.)	87	88	87	88
Januar .	12.2	0.0	28.0	68	32	3.5	2.29	3.9	6.4	3.9	6	3
Februar .	13.3	—2.0	30.4	63	22	3.6	2.65	2.4	8.3	4.4	3	2
März . .	16.8	0.4	41.2	55	13	3.2	5.55	4.2	1.6	0.0	1	0
April . .	21.6	6.5	43.5	45	7	2.4	6.43	4.4	0.5	6.2	1	3
Mai . .	25.2	8.8	46.9	43	12	1.7	8.16	4.8	0.0	11.2	0	3
Juni . .	28.3	12.0	46.0	42	8	0.7	9.98	5.1	0.0	1.2	0	1
Juli . .	29.0	13.8	44.3	46	15	0.9	11.93	6.3	0.0	0.0	0	0
August .	28.0	14.4	47.3	53	19	1.1	10.00	5.9	0.0	0.0	0	0
Sept. . .	26.0	13.0	42.5	59	21	1.5	7.54	7.2	0.0	0.0	0	0
October .	23.0	12.0	42.1	64	17	2.1	5.47	7.8	0.0	0.0	0	0
Nov. . .	18.8	5.5	35.6	67	25	2.9	4.00	4.4	0.1	10.8	1	3
Dec. . .	14.7	0.5	28.4	68	27	3.5	3.17	4.9	5.2	4.8	1	10
									22.1	42.5	13	25

[1]) Kilometer per Stunde.

Meteorolog. Zeitschr. 1891, S. 419.

Tabelle IV.

Multan im Pendjab. 122 m ü. M. $4^1/_2$ Jahre.

	Temperatur Mittel (7 J.)	Tägl. Schwank. ($4^1/_2$ J.)	Relative Feuchtigkeit (5 J.)	Regenmenge (9 J.)
December . .	13.1	18.6	54	9
Januar . . .	11.6	16.8	52	11
Februar . . .	15.2	16.2	49	9
März . . .	20.4	15.9	47	20
April . . .	26.8	19.8	36	24
Mai	32.2	20.1	28	10
Juni	33.3	17.3	30	8
Juli	33.7	15.3	40	41
August . . .	31.9	14.3	46	29
September . .	29.8	15.3	41	14
October . . .	23.9	18.7	43	7
November . .	18.1	20.8	48	1
Jahr				183 mm

(Zeitschr. d. österr. Gesellsch. für Meteor. 1875, S. 329.)

Felsige, terassenartig übereinander geschichtete Hochebenen, die von Thälern, den oft sandigen Wâdis durchfurcht sind, steiniges, bald hügeliges, bald flaches Tiefland, sandige, meist von parallelen Dünen gewellte Ebenen, weite lehmige Becken setzen, bald in mannigfachem Wechsel, bald auf weiten Strecken alleinherrschend, das ungeheure Wüstengebiet der Sahara zusammen. Trotz der ausserordentlichen Trockenheit des Klimas, trotz dem stellenweisen grossen Reichthum an Kochsalz, trotzdem der Boden, ausser in lehmigen Landschaften, das spärliche Regenwasser schnell durchsickern lässt, so sind die Stellen doch selten, wo ein Rundblick keine einzige Pflanze zu entdecken vermag. Die Vegetation ist allerdings streckenweise überaus dünn gesät und die einzelnen Gewächse sind, obwohl zum grossen Theile strauchig, von geringer Grösse.

Am wenigsten bewachsen zeigen sich die steinigen Hochebenen (Hamâda Fig. 337); da erheben sich nur in weiten Abständen aus dem Boden halbkugelige Sträucher, mit dicht gedrängten, dornigen Aesten; die meist den Zygophyllaceen oder den Papilionaceen angehören. Weit reicher bewachsen sind die solche typische Steinwüsten durchziehenden Wâdis, namentlich aber die unmittelbaren Ufer der meist trockenen Wasserläufe.

Die Sandwüste (Areg. Fig. 338), hat eine weniger spärliche Vegetation, ausser auf den Dünen (Fig. 344) die oft ganz pflanzenleer sind.

Den schärfsten Contrast zu den öden, nur mit wenigen, niedrigen, fahlen Gewächsen versehenen eigentlichen Wüstenstrecken bieten die tiefsten Thäler und die Quellen führenden Mulden, die Oasen (Fig. 339). Meist von der Wüste so scharf abgegrenzt, dass man ihre Contour durch eine Linie bezeichnen könnte, ernähren sie eine üppige Vegetation von Bäumen und Kräutern, die allerdings sämmtlich cultivirt sind, da die Oasen sämmtlich vollständig bewirthschaftet werden.

Die Vertheilung der Gewächse der Wüste zeigt sich weit mehr von dem in der Tiefe angesammelten Grundwasser als von der direkten Benetzung des Bodens durch den Regen abhängig. Doch ist, anscheinend in allen Wüsten, ein ephemerer Regenflor vorhanden. Trotz ihrer kurzen Dauer und Spärlichkeit rufen die Frühlingsregen zahlreiche annuelle Gewächse hervor, die zum grössten Theile gleich nach Ende der Regenzeit ganz verschwinden, so dass der vorher grüne Boden jetzt wieder ebenso vegetationsleer wie vor dem Regen erscheint. Auch für die ausdauernden Gewächse sind die Frühlingsregen von Bedeutung, allerdings oft mehr durch die Herabsetzung der Transpiration als durch direkte Benetzung der in grosser Tiefe befindlichen Wurzeln. Manche Arten sind nur zu dieser Zeit belaubt und mit Blüthen versehen. Doch blühen andere während des trockenen und kühlen Winters. Es sind demnach zwei ökologische Gruppen von



Fig. 337. Algierische Sahara: Steinwüste bei Biskra. Nach einer Photographie.



Fig. 338. Algerische Sahara; Sandwüste. Der große Chott Mebrir. Nach einer Photographie.



Fig. 339. Sahara: Rand der Biskra-Oase; im Vordergrunde die Wüste. Nach einer Photographie.

Wüstenpflanzen zu unterscheiden, eine wo die Existenz unmittelbar an den Regen, und eine wo sie an die Anwesenheit von Grundwasser gebunden ist.

Die Regenpflanzen der Wüste[1]) sind theils Annuellen, die bei Beginn des Regens keimen, beim Schluss desselben ihre Samen reifen und gleich darauf zu Grunde gehen, theils, jedoch in geringerer Anzahl, solche, die durch unterirdische Theile perenniren, aber nach den Regen von der Bodenoberfläche ebenso verschwinden, wie die Annuellen.



Fig. 340. Flora der Sahara: Retama Retam. Nat. Grösse. Nach Taubert in: Natürliche Pflanzenfamilien.

Meine eigenen Beobachtungen über die Flora der Sahara beschränken sich auf die nächste sandige Umgebung von Port-Said und auf den nördlichsten Theil der algierischen Sahara, bei Biskra, wo ich mich kurze Zeit während der scheinbar kaum feuchtenden Frühlingsregen befand. Der feste meist lehmige Boden der Wüstenstrecken zwischen den Oasen bot das Bild eines sehr sparsam bepflanzten und sehr eigenartigen Gartens, wo die einzelnen Pflanzen durch meterbreite oder noch breitere nackte Streifen von einander getrennt waren. Die meisten von ihnen waren kleine, rundliche, dichte Sträucher, die bei oberflächlicher Betrachtung einander so ähnlich sahen, dass es eine Ueberraschung war, bei näherer Betrachtung derselben ungleiche Blätter oder Blüthen zu finden (Leguminosen, Zygophyllaceen); es fehlte aber nicht an flach ausgebreiteten, dem Boden angedrückten Halbsträuchern und an struppigen, besenartigen Formen, letztere meist zu einer Artemisia gehörig, die häufig von einer saftstrotzenden, stattlichen, purpurnen Orobanche begleitet war. Der sandige Boden trockener Wasserläufe war von salzbedeckten Tamarisken bewachsen. Dies waren die Vertreter des Grundwasserflors. Der Regenflor bestand aus weit kleineren und zarteren Pflanzen; namentlich zeigten sich allenthalben die Rosetten der Scorzonera alexandrina, eines schmalblätterigen. unscheinbaren Krauts mit grossen, violetten duftenden Sternköpfchen auf kurzem Stiel, und die wohl bekannte Anastatica hierochuntica, letztere jedoch nur in den trockenen Betten der Wasserläufe.

---

[1]) Vgl. namentlich Volkens II.

Solchen Regenkräutern der Wüste merkt man in keiner Weise die Ungunst des Klimas direkt an. Letztere kommt zwar in ihrer überaus schnellen Entwickelung und kurzen Lebensdauer zum Ausdruck, aber weder in den zarten krautigen Stengeln und Blättern, noch in den dünnen Wurzeln, welche, im Gegensatz zu den Grundwasserpflanzen, den Boden nicht tiefer durchdringen als der Regen, noch in den manchmal recht ansehnlichen Blüthen. Volkens hat eine grosse Anzahl derartiger Annuellen der Wüste näher untersucht und meist keine xerophilen Eigenthümlichkeiten auffinden können, z. B. Malcolmia aegyptiaca Spr., Matthiola livida D. C., Roemeria dodecandra Stapf., verschiedene Papilionaceen (Arten von Astragalus u. a.), viele unscheinbare Compositen, einige Boragineen, Gräser etc.

Andere, ebenfalls annuelle Pflanzen verdanken ihre Fähigkeit die Trockenzeit eine Zeit lang zu ertragen, den Wasservorräthen, die sie während der Regenzeit angesammelt haben und deren Erschöpfung ihr Lebensende bezeichnet. Dahin gehören, nach Volkens, namentlich die wenigen Aizoaceen der Sahara (Mesembryanthemum cristallinum L., Aizoon canariense L.), ferner verschiedene Paronychieen, Reseda-Arten, Cruciferen etc.

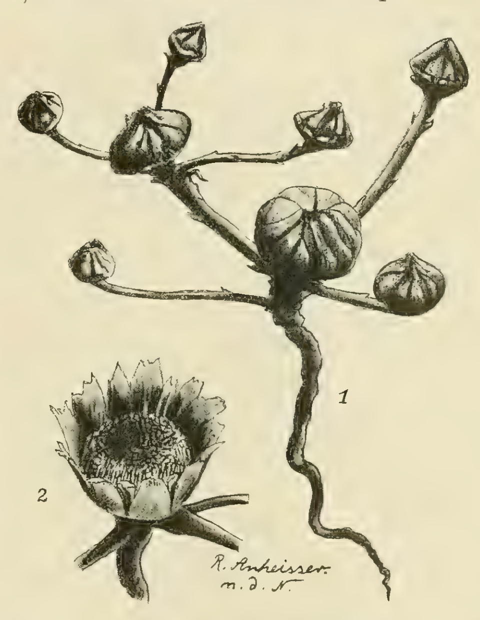


Fig. 341. Flora der Sahara: Odontospermum pygmaeum O. Hoff. *1* Mit geschlossenen Köpfchen (Trockenheit). *2* Ein offenes Köpfchen (Feuchtigkeit). Nat. Gr.

Die Regenstauden, d. h. solche perennirenden Kräuter, die nur während der Regenzeit ein oberirdisches Leben führen, sind theils monocotyle Zwiebelpflanzen, z. B. in der ägyptischen Sahara Pancratium Sickenbergeri Aschs. et Schweinf., Urginea undulata Steinh., Allium Crameri Aschs. et Boiss., theils, aber in kleinerer Zahl, Dicotylen, wie Erodium-, Heliotropium-Arten u. a.

Die zweite Categorie von Wüstenpflanzen zeigt ihre Abhängigkeit vom Grundwasser ganz allgemein schon an der ungeheuren Länge ihres Wurzelsystems, welche die tiefe Lage des unterirdischen Wasserniveaus zur Lebensbedingung macht. Nur die wenigsten dieser Pflanzen sind Annuellen (z. B. Monsonia nivea, nach Volkens), die meisten haben verholzte Axen und ausgeprägte xerophile Structur. Doch giebt es

unter ihnen ein stattliches und doch krautiges, in seinen oberirdischen Theilen sogar ausgeprägt hygrophil gebautes, lebhaft transpirirendes Gewächs, und dasselbe zeigt besser als irgend eine andere Wüstenpflanze die Bedeutung des Grundwassers für die Wüstenvegetation; es ist Citrullus Colocynthis, eine unserer cultivirten Gurke ähnliche Cucurbitacee, deren lange, saftige, relativ dicht- und grossblätterige Sprosse den ganzen Sommer hindurch grünen und ihre kindeskopfgrossen Beeren entwickeln, so dass es den Anschein hat, als wären sie gegen Wasserverlust aussergewöhnlich geschützt. In Wirklichkeit jedoch verwelken abgerissene Zweige schon nach wenigen Minuten.



Fig. 342. Flora der Sahara: Zilla spinosa (L.) Prantl. Nat. Gr. Nach Prantl in: Nat. Pflanzenfamilien.

Ganz allein die ausserordentliche Länge ihrer Wurzeln ermöglichen der Bittergurke die Existenz in der Wüste. Die beträchtliche Wurzellänge ist in mehr oder weniger hohem Grade allen Wüstengewächsen gemeinsam und hat die Bewunderung aller Reisenden hervorgerufen.

„So oft ich es auch versuchte," sagt Volkens, „ältere Büsche perennirender Gewächse bis zum Wurzelende auszuheben, ist mir das doch niemals gelungen. Was ich zumeist nur zu constatiren vermochte, war, dass die Wurzel in ein bis zwei Meter Tiefe dünner geworden war als oben. Ein kaum handhohes Exemplar von Calligonum comosum hatte eine oben daumstarke Wurzel, $1\frac{1}{2}$ m weiter unten war sie noch von der Dicke des kleinen Fingers und so kann man getrost annehmen, dass hier die Länge der unterirdischen Theile diejenige der oberirdischen um das zwanzigfache übertraf. Ein ähnliches Verhältniss zeigen viele andere, nach einer Mittheilung, die ich Herrn Professor Schweinfurth verdanke, speciell auch die Acacien. Bei Gelegenheit der Ausgrabung des Suezcanals fand man auf dessen Sohle Wurzeln, die zu

hoch oben auf seitwärts gelegenen Höhen wachsenden Bäumen gehörten."[1]).

Bei der großen Mehrzahl der Grundwasserpflanzen zeigen die oberirdischen Theile, im Gegensatz zur Bittergurke, eine ganz ausgeprägte xerophile Structur, welche direkt auf den Einfluss sehr trockener Luft hinweist. Fehlen oder sehr schwache Entwickelung der Laubflächen, Dornbildung, filzige Behaarung, Succulenz, dicke Cuticula, Wachsüberzüge, Reduction der Intercellularen, Schutz der Spaltöffnungen und andere xerophile Eigenschaften kommen einzeln oder zu mehreren

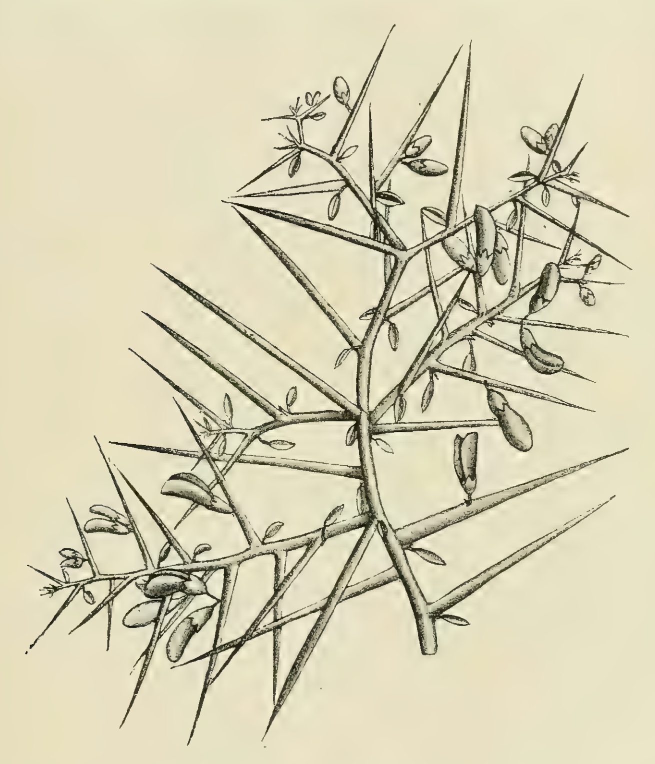


Fig. 343. Flora der Sahara: Alhagi maurorum Med. Nach Taubert in: Nat. Pflanzenfam.

vereinigt der großen Mehrzahl der perennirenden Saharapflanzen zu. Allerdings sind unter den letzteren so auffallende Gestalten, wie sie die südafrikanische Wüste namentlich in ihren cactusähnlichen Euphorbien und Asclepiadaceen aufweist, selten und auf die westlichsten und südlichsten Punkte beschränkt.

Als wesentliche Bestandtheile der Flora der ägyptischen Sahara wären, nach Volkens, besonders folgende hervorzuheben: Cocculus Leaeba (Del.) Guill. Perr. Rich., mit dünnen, bis 4 m langen, auf dem Boden kriechenden,

---

[1]) Volkens II, S. 7.

äussert schwach belaubten Sprossen; Farsetia aegyptiaca, ein bis meterhoher, filzig behaarter Halbstrauch; Zilla myagroides Forsk., die in den Thälern meterhohe, blattlose, dornige, oft kugelige Büsche bildet; Capparis spinosa L. var. aegyptiaca, vornehmlich in Felsspalten wachsend, durch einen Wachsüberzug ergiebig gegen Transpiration geschützt; Gymnocarpus decander Forsk. eine succulentblätterige und doch trockenkahle Paronychiee; schuppenblätterige,



Fig. 344. Sahara: Sanddünen bei Biskra. Nach einer Photographie.

dürre Tamaricaceen mit Salzausscheidungen; Genista (Retama) Raetam Forsk., ein stattlicher, blattloser, besenartiger Strauch; dornige, regengrüne Astragalussträucher; Alhagi manniferum Desv., eine dornige kleinblätterige Papilionacee; Acacia tortilis Hayne, ein dorniger Strauch oder kleiner Baum; Convolvulus lanatus Vahl., ein filziger, sparrig ästiger Strauch; Lycium arabicum Schweinf., ein immergrüner, immerblühender dorniger Strauch mit ungemein langen, theilweise knollig angeschwollenen Wurzeln; Lavandula coronopifolia, ein nahezu

blattloser Strauch, nebst anderen strauchigen, schwach belaubten, filzig behaarten Labiaten; Statice pruinosa L., ein nur kurze Zeit belaubtes, von dichtem Kalkstaub bedecktes Kraut; Atriplex Halimus L., ein stattlicher



Fig. 345. Aristida pungens. Blattquerschnitt. Nach Tschirch.

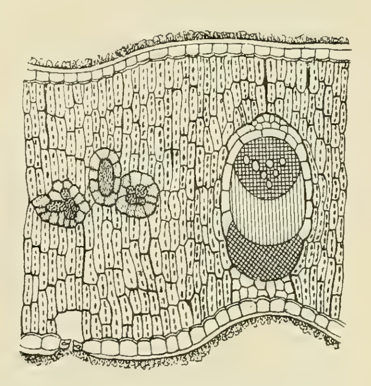


Fig. 346. Capparis spinosa var. aegyptiaca. Blattquerschnitt. Vergr. 40. Nach Volkens.

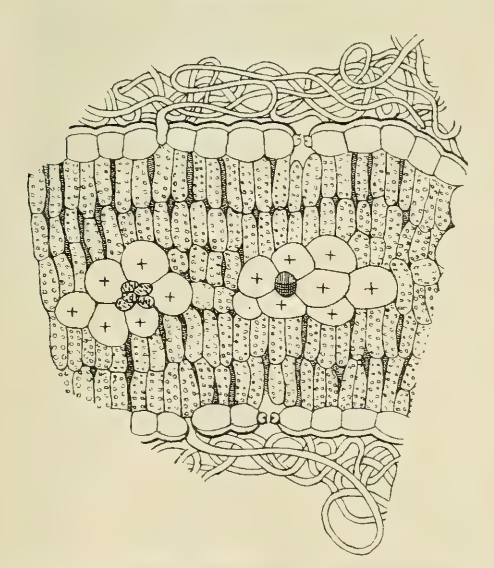


Fig. 347. Neurada procumbens. Blattquerschnitt. Vergr. 140. Nach Volkens.

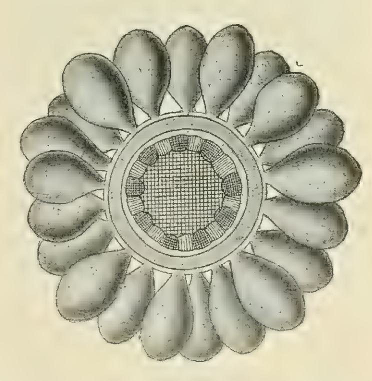


Fig. 348. Mesembryanthemum cristallinum. Stammquerschnitt. Nach Volkens.

Strauch, dessen Blätter, dank ihren massenhaften Blasenhaaren, in der Trockenzeit lange grün bleiben, und verschiedene andere Salsolaceen mit inneren Wassergeweben; Gräser des Sandbodens mit eingerollten Blättern und un-

geheuer langen Wurzeln (Cynodon Dactylon Rich., Danthonia Forskalii (Vahl) Trin., Sporobolus spicatus (Vahl) Kth., Andropogon-, Aristida-Arten u. a.).

In der tropischen Sahara, zwischen 16° und 20° s. Br., z. B. in Aïr, ist der Vegetationscharakter ein anderer und im Ganzen weniger dürftig als im Norden der Sahara. Die Berge entbehren zwar jeden Pflanzenlebens, dagegen erreichen in den Wadis, wo das Grundwasser sich ansammelt, die Bäume stattliche Dimensionen. Allerdings sind sie meist sehr kleinblätterig und dornig, also von xerophilem Gepräge. Zu ihnen gehören namentlich Acacia Seyal Del., Maerua rigida R. Br., Zizyphus spina Christi (L.) Willd., Balanites aegyptiaca Del. und die Palme Hyphaene thebaica. Eine Stapelia wächst auf den Felsen. Der Granitsand der ehemaligen Wasserläufe in den Wadis ist von Panicum turgidum Forsk. bewachsen, während Gräser im Uebrigen selten sind.



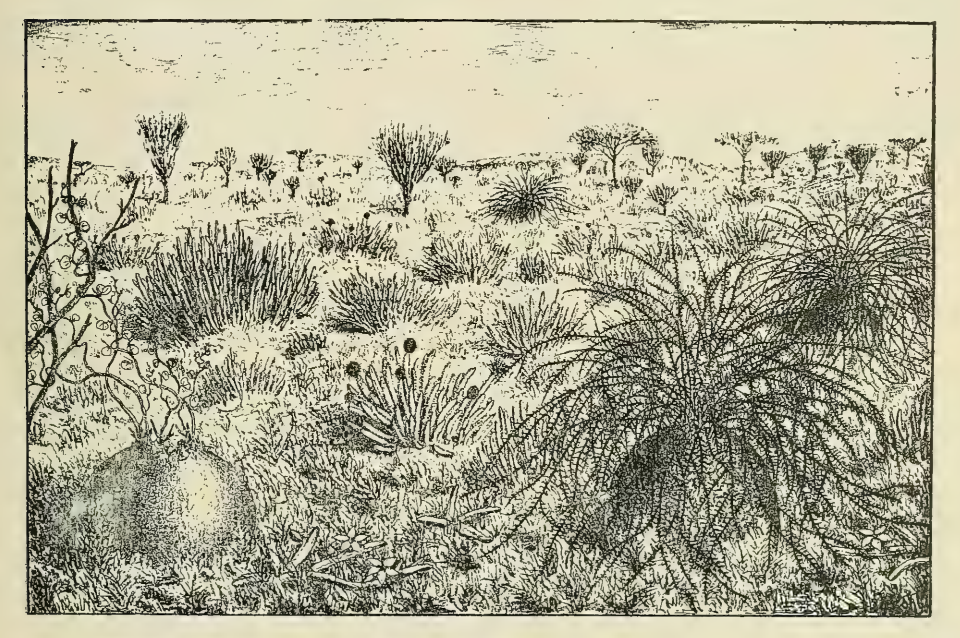
Fig. 349. Südarabische Felsenwüste. Aden. Nach einer Photographie.

Die Ostküste Afrika's an der südlichen Hälfte des Rothen Meeres und bis zum Aequator ist zwar weniger regenarm als die Sahara. Sie ist es aber, in Folge der großen Hitze, noch genug, um streckenweise den Charakter der Halbwüste oder der Wüste anzunehmen, sobald der Boden mehr durchlässige Beschaffenheit erhält. Solche gleichzeitig durch klimatische und edaphische Einflüsse bedingte Wüsten und Halbwüsten wechseln z. B. mit weniger ausgeprägten xerophilen Formationen im äquatorialen Ostafrika zwischen dem Kilimandscharo und der Küste.

Volkens schildert anschaulich eine solche Formation (Fig. 350): „Es ist eine reine Succulenten-Steppe[1]), das dürrste und unfruchtbarste Gebiet, welches man sich denken kann, aber gerade darum von einer Vegetation bedeckt, wie sie mir in ähnlicher Seltsamkeit nur in den trockensten Wüstenstrichen

[1]) Nach unserer Nomenclatur keine Steppe.

Aegyptens begegnet ist. Jede Pflanze ist eigentlich eine Karikatur. Im Anfange treten noch Bäume im geschlossenen Bestande auf, deren kurzer, mannsdicker Stamm eine grüne Krone fingerstarker, durchaus blattloser, theils hängender, theils ineinander geschobener Zweige trägt. Es ist die Euphorbia Tirucalli, sicher wild an dieser Stelle, während sie an der Küste, ebenso wie in Abessinien, angepflanzt zu sein scheint. Weiterhin giebt es nur noch wenige von dem allenthalben gemeinen Cissus quadrangularis oder C. rotundifolia durchrankte Bäumchen, Acacia Salvadora, eine Gymnosporia[1]) mit ihren Rand zenithwärts richtenden Blättern und Anaphrenium abyssinicum. Dafür ist hier die sandige Ebene auf stundenweite Entfernungen, so weit man sehen



Pyrenacantha malvifolia. Stapelia caralluma. Adenia globosa.

Fig. 350. Halbwüste mit Succulenten bei Kihuiro, am Fusse des Kilimandjaro. Verklein. einer Fig. Volkens'.

kann, mit knie- bis manneshohen Gewächsen bedeckt, die — durch nackten oder mit einem Stachelkraut (Blepharis Togodelia[2])) überzogenen Boden isolirt — lauter einzelne Gruppen bilden. Jede Gruppe besteht in der Hauptsache aus dornigen Cactus-Euphorbien[3]), aber um und zwischen diese vertheilen sich andere Proletarier des Pflanzenreiches, wie ich sie genannt habe, die womöglich noch struppiger und ruppiger denn diese aussehen.

---

[1]) Celastr.

[2]) Acanth.

[3]) „Euphorbia heterocproma und eine noch unbeschriebene Art mit kurzen, langgedornten, dreikantigen, breitgeflügelten Gliedern“.

Caralluma codonoides[1]) reckt armstarke, vierkantige und bedornte Sprosse auf, die an der Spitze einen kinderkopfgrossen Ballen fast schwarzer und furchtbar stinkender Blüthen tragen; ein Adenium[2]) mit knolligem Stamm, sarcocaulonartigen Zweigen und schmal lanzettlichen Blättern breitet daneben rothleuchtende, duftende Sterne aus; eine Kleinia überragt beide mit bleichem, blattlosem, aber saftstrotzendem Astwerk. Auch die schon erwähnten drei Sansevieren[3]) vermissen wir nicht, dazu eine vierte breitblätterige Art, wenngleich sie hier den Succulenten gegenüber zurücktreten. Lücken werden ausgefüllt durch das überall in unserer Kolonie den schlechtesten, dürrsten Boden verrathenden, gelblich blühenden Talinum caffrum[4]), als Seltenheit von einer Stapelia mit korallenartigen, dem Sande aufliegenden Stachelzweigen und über thalergrossen, braun marmorirten Blumen. Die sonderbarsten Gebilde aber, die wir hier und dort das Centrum einer Pflanzengruppe einnehmen sehen, sind meterbreite und fast ebenso hohe gewaltige Knollen, abgerundeten Blöcken gleich, von denen die einen glatt wie mit hellfarbigem Leder überzogen, die anderen rauh gekörnt und dunkelgrün erscheinen. Es sind zwei Pflanzenarten, die zu den merkwürdigsten ganz Ost-Afrika's gehören. Die eine, die erste, Pyrenacantha malvifolia[5]) lässt zur Trockenzeit überhaupt nichts weiter als den zu so unförmigen Verhältnissen aufgetriebenen Stamm erkennen; erst wenn die Regen nahen, entspringen der oberen Wölbung desselben unten kaum daumenstarke Sprosse, die, mit malvenartigen Blättern besetzt, im umgebenden Buschwerk sich emporschlingen. Die andere, Adenia globosa, trägt dauernd am Gipfel ihres Knollenstammes kaskadenartig bogig zur Erde sich biegende oder an Bäume und Sträucher sich anlehnende und aufsteigende grüne Ruthenäste, die, statt Blätter zu führen, mit nadelspitzen, konischen, harten Dornen bewehrt sind.[6]) . . ."

Der ökologische Vegetationscharakter der Sahara bleibt östlich von derselben bis nach Nordwestindien der gleiche und auch die Flora zeigt große Uebereinstimmung. Nach Brandis gibt es Wälder längs des Indus, im Bereich des reichlichen Grundwassers, ausserhalb des letzteren aber gedeiht nur ein spärliches, aus Arten, die auch in den Wüstengegenden Afrika's wachsen, bestehendes Gesträuch.[7])

§ 2. **Das west- und centralasiatische Wüstengebiet.** Die große centralasiatische Wüste stellt eine nordöstliche Abzweigung der nordafrikanisch-arabischen Wüste dar, welche sich von den Küsten des Kaspismeers, ungefähr bei 50° ö. L. bis nach dem östlichen China, ungefähr bei 120° ö. L. ausdehnt.

Sie zerfällt in einen westlichen Theil, vom Kaspimeer bis zum Tien-Schangebirge und einen östlichen Theil, von dem genannten Gebirge bis zum chinesischen Chingangebirge. Die westliche oder transkaspische Wüste ist ein Tiefland, die östliche, die Gobi, eine Hochebene.

Beide Wüstengebiete gehören dem kaltemperirten Gürtel an und

---

[1]) Asclep. [2]) Apocynac. [3]) Haemodorac. [4]) Portulac. [5]) Olacin. [6]) l. c. S. 17—18. [7]) l. c. S. 414.



Fig. 351. Aus der transkaspischen Wüste: Karabugas. 'Jelgunn. Salsolaceae.
Nach einer Photographie des Herrn Prof. Andrussow.

Fig. 352. Transkaspische Wüste: Landschaft nördlich von Krasnovodsk, beim Brunnen Uschok.
Nach einer Photographie des Herrn Prof. Andrussow.

besitzen ein extremes Klima. Ueber das Klima der Gobi berichtet Prschewalsky:

„Charakteristika des dortigen Klima's sind die schroffen Temperaturkontraste und die hochgradige Trockenheit. So beobachteten wir unter



Fig. 353. Transkaspische Wüste: Karabugas. Salzboden. Nach einer Photographie des Herrn Prof. Andrussow.

dem 42° N. in der südöstlichen Mongolei Ende November (1871) eine Temperatur von —32,7°. Diese starken Nachtfröste währten den ganzen Winter über und zogen sich bis in das Frühjahr hinein. Andererseits erlebten wir an eben diesen Orten während der Sommerzeit eine fast



Fig. 354. Transkaspische Wüste: Bei Karabugas. Muschelsandboden mit Salsolaceen, Calligonum sp. Nach einer Photographie des Herrn Prof. Andrussow.

tropische Hitze, welche durch den Mangel der Wälder und durch die große atmosphärische Trockenheit um so fühlbarer wird. Der Wüstenboden erhitzt sich während des Sommers bis zu +50°—60°, während er sich im Winter bis —26,5° und mehr erkaltet. Die Uebergänge

zwischen Kälte und Hitze sind im Frühjahr und umgekehrt im Herbst sehr schroff.[1])

Die folgenden Tabellen, welche sich auf einen westlichen (V) und einen östlichen Punkt des Wüstengebietes (VI) beziehen, zeigen, verglichen mit den Tabellen I—IV in deutlichster Weise die klimatischen Unterschiede zwischen der nördlichen und der südlichen Wüste.

Tabelle V.

Nukuss am Amu-Darja. 42^0 27′ N., 59^0 37′ O. 66 m ü. M.
1 Jahr (X. 1874 bis X. 1875).

	Temperatur			Rel. Feuchtigkeit			Bewölkung	Regen-	
	Mittel	Extreme		Mittel	2 p.M.	Min.	0—10	Menge	Tage
December . . .	0.8	17.7	— 17.8	83	67	28	6.3	10	10
Januar	— 3.5	10.5	— 21.8	93	82	56	6.3	18	6
Februar	— 5.6	14.0	— 15.0	79	57	20	2.1	0	1
März	2.7	24.5	— 15.1	78	65	15	6.6	23	17
April	14.0	33.7	— 0.9	59	40	14	5.0	13	9
Mai	19.7	35.7	6.4	44	25	7	2.8	13	9
Juni	22.5	38.2	3.8	42	19	5	1.8	0	3
Juli	26.4	40.5	11.6	50	29	14	2.9	5	10
August	23.3	35.5	9.4	55	30	12	0.9	6	3
September . . .	18.8	36.1	3.9	53	26	12	0.4	0	0
October	7.1	21.9	— 9.6	62	35	11	2.0	0	1
November . . .	5.4	22.0	— 10.2	63	39	15	2.7	1	2
								89	71

Zeitschr. d. österr. Gesellsch. f. Meteor. 1877, S. 219.

Tabelle VI.

Urga. (Wüste Gobi). 47^0 55′ N., 106^0 45′ O. 1330 m ü. M. 1870.

	Temperatur			Regenmenge	Bewölkung
	Mittel	Minimum	Maximum		
Januar . . .	— 28.6	— 37.4	— 12.9	0.4	2.3
Februar . . .	— 25.0	— 38.5	— 6.6	0.7	2.6
März	— 13.8	— 25.5	+ 6.5	4.8	3.4
April	+ 0.6	— 16.0	17.1	0.0	2.7
Mai	8.9	— 2.4	29.9	4.5	3.4
Juni	13.1	5.5	25.7	46.2	5.6
Juli	18.2	9.8	30.5	28.4	4.5
August . . .	15.2	4.0	32.1	27.2	3.9
September . .	9.3	— 6.6	27.7	5.8	3.9

[1]) l. c. S. 247—248.

Tabelle VI (Fortsetzung).

October . . .	— 2.4	— 26.2	13.9	5.7	3.2
November . .	— 16.8	— 32.5	3.9	1.4	3.8
December . .	— 25.5	— 39.9	— 8.1	0.0	1.8
Jahr:				125.1	

Zeitschr. d. österr. Gesellsch. f. Meteor. 1873, S. 108.

Die Kälte des Winters bedingt natürlich eine wesentlich andere Zusammensetzung der Flora als im südlichen Wüstengebiet. Die Nord-, Ost- und Südosttheile der Gobi haben etwas reichlichere Niederschläge als die centralen und westlichen Theile.

Die transkaspische Wüste wird von Radde folgendermaassen kurz charakterisiert: „Nur wolkenlosen Himmel, nacktes Gebirge, Flüsse ohne Mündung und ohne Wasser, Staubwolken, grenzenlosen Flugsand und völlig todte Salzflächen gab die Natur diesem Lande.“ Die Sandwüste ist reich an Dünen, die theils vegetationslos und beweglich, theils von lockerem niederem Gesträuch befestigt sind.

Die von Pamir nach Chingan über 4260 km sich erstreckende Gobiwüste[1]) schwankt in ihrer Höhe über dem Meere meist zwischen 1000 und 1500 m, doch ist sie an einzelnen Punkten theils tiefer, theils höher gelegen. Sie ist von Gebirgsketten durchzogen und in Abtheile, die besondere Namen tragen, gegliedert. Mehrere, theils salzige, theils süsse Seen sind an ihrer Oberfläche zerstreut. Die Quellen sind spärlich und meist salzig.

„Der Boden der Wüste besteht aus Triebsand, lösshaltigem Thon, Kieselerde, Kiessand und Schutt. An den verschiedenen Theilen herrscht immer eines dieser genannten Materiale vor. Der Triebsand ist am meisten im Süden der Wüste Gobi, am Tarim-Fluß über Ala-Schan nach Ordos und nach der Dsungarei zu, also in dem eigentlichen Bassin des früheren Binnenmeeres vertreten und zeigt sich in der Wüste nur sporadisch. Schutt und Kiesel findet sich am Fusse der Gebirgsausläufer, Kiessand, untermischt mit Quarz, Achat, Chalcedon-Kiesel sind die Repräsentanten der unwirthlichsten Wüstentheile (kommen vielfach in der Dsungarei vor). Endlich findet sich der Lössboden meistens im Verein mit Triebsand, Schutt und Kies vor. In reinem Zustand oder in Gestalt von Salzsümpfen tritt er nur sporadisch und zwar am häufigsten in den Süd-, Mittel- und Westtheilen der Wüste auf.“

Von der östlichen Gobi (ca. 110° W.) entwirft Prschewalsky folgendes Bild:

„Die Oberflächengestalt dieser Steppe zeigt nur wenig Abwechselung. Im allgemeinen ist der Boden der Gobi leicht gewellt, obschon durch-

[1]) Prschewalsky l. c. S. 245 u. f.

aus ebene Flächen sich bisweilen 10 Werst weit ausdehnen. Dergleichen Oertlichkeiten sind der centralen Gobi eigenthümlich, während in ihrem nördlichen und südlichen Theile Berge häufig vorkommen, theils archipelartig gruppirt, theils kettenartig hingelagert. Diese erheben sich nur wenig über die zu ihrem Fusse ausgedehnten Flächen und sind überreich an Felsen, deren man fast auf jedem Schritt begegnet. Man trifft in ihnen häufig ausgetrocknete Flußbetten, welche sich nur während der Zeit der Regen füllen. In ihren oberen Theilen liegen die Brunnen. In der Gobi wie in der ihr vorgelagerten Region fehlt



Fig. 355. Aus der Wüste Gobi (Westen). Sanddüne mit halbvergrabenem Tamarix-Gesträuch. Südliches Kaschgarien zwischen Tschertschen und Nia. Nach Piertzow.

es durchaus an ausdauernden Wasserläufen. Während der Regenzeit bilden sich temporäre Seen und Flüsse, welche während der heissen Jahreszeit austrocknen. Seen mit andauerndem Wasser giebt es nicht.“

„Der Boden der eigentlichen Gobi besteht aus grobkörnigem rothen Sand, dem bisweilen verschiedenes Geröll beigemischt ist. Auf durchaus vegetationslose Flächen stösst man nur selten, dagegen erreicht an vielen Stellen die Grasdecke kaum 1 Fuss Höhe, so dass sie den rothen Boden nur nothdürftig verhüllt. Längs der Thalgesenke, wo zur Zeit der Regen das Wasser abläuft und sich in

Pfützen und Seen ansammelt, wird der Graswuchs üppiger und erreicht 3 Fuss Höhe . . .“

„Wald fehlt der Gobi gänzlich und nur selten steht am Fusse eines Berges oder am Rande eines ausgetrockneten Flussbettes ein einsamer Baum, der Gegenstand religiöser Verehrung bei den Mongolen. In der armseligen Flora der Gobi herrschen die Gramineen und Compositen vor. Charakterpflanze ist hier die Artemisia sp., welche der Wintersturm häufig entwurzelt, mit anderen Schicksalsgenossinnen in einen Haufen zusammenwirft und über die Fläche vor sich hertreibt.“



Fig. 356. Aus der Wüste Gobi. Umgebung des Sees Lob-Nor. Nach Prschewalski.

„. . . Wochenlang hat man immer dieselben Formen vor Augen, bald unabsehbare Flächen, gelb gefärbt vom vertrockneten Grase, bald schwärzliches zerklüftetes Gefels, bald flaches Gehügel, auf dessen Spitze bisweilen der Umriss der schnellfüssigen Antilope gutturosa auftaucht.“[1])

Die Wüste Chami im westlichen Theile der Gobi wird von demselben Reisenden mit folgenden Worten geschildert:

„Die Wüste in ihrer ganzen Wildheit zeigte sich uns erst vier Tagereisen von Chami (ca. 94° W., 43° N.) entfernt; denn da begann

[1]) I, S. 10.

die absolute Vegetationslosigkeit. Kiesel, Sand, Gestein, dazwischen zerstreut Lössblöcke, hie und da die Gebeine eines verendeten Kamels oder Pferdes war alles, was das Auge erblickte. Kein Baum, kein Strauch, kein Vogel, kein Thier — ja nicht einmal eine Eidechse belebte diese trostlose Oede. Der Boden glühte, auch die Nacht brachte keine Erfrischung. Furchtbare Stürme wirbelten Sandwolken auf . . .“

Flora und Vegetationscharakter trägt in der transkaspischen und der Gobiwüste sehr ähnlichen Charakter. Der kalttemperirte Charakter der Flora zeigt sich am deutlichsten an feuchten Standorten, in den Oasen, (Fig. 358) an Flussufern, in den kiesigen Betten trockener Flüsse. Da wachsen nur laubabwerfende Bäume und Sträucher von



Fig. 357. Saxaul und Calligonum in der Wüste Kara-Kum. Nach Fedschenko.

nördlichem Typus, namentlich häufig Populus euphratica (P. diversifolia), P. alba, P. nigra, Ulmus campestris, Salix alba, Fraxinus-Arten, so in der Oase Satscheu (oder Sutschu ca. 97 ° W., 40 ° N.), wo Rosa canina, Rubus idaeus, Crataegus pinnatifida und eine Lonicera als Gesträuch auftreten und Phragmites communis Röhrichte bildet.

In der Wüstenflora herrschen die Chenopodiaceen, namentlich auf den ausgedehnten salzigen Flächen, vor. Eine grosse Rolle spielen ferner Tamaricaceen (als Sträucher, Tamarix, Reaumuria), Artemisien, Astragalus-Arten, Polygonaceen (Calligonum, in der Gobi Rheum-Arten), Liliaceen (Allium, Tulipa), einige Gräser etc.

Die meisten dieser Gewächse sind kleinblätterig oder unbelaubt und überhaupt in ähnlicher Weise gegen Trockenheit geschützt, wie in der Sahara. Auch hier sind die Gewächse theils von dem Frühlings-

regen abhängig und nur wenige Wochen über dem Boden sichtbar, theils durch das Grundwasser gespeist und während des ganzen oder des grösseren Theils des Sommers beblättert. Radde erwähnt das schnelle Vergehen der Frühlingsflora, namentlich der Cruciferen, Gräser etc. beim Eintritt der Sommerhitze. Die augenfälligsten Bestandteile der ephemeren Flora sind aber Tulpen, namentlich Tulipa uniflora, die in der Gobi überall und oft in grosser Menge aufzutreten scheint. So berichtet Prschewalski über die sonst so öde Dschungarische Wüste, die nordwestliche Abzweigung der Gobi: „Die Ebene war wie um-



Fig. 358. Wüste Gobi. Oase Keria. Nach Piertzow.

gewandelt durch den Schmuck ihrer blühenden, wohlriechenden Tulpen.“[1])

Charakterpflanze der centralasiatischen Wüste ist in erster Linie der Saxaul (Haloxylon ammodendron), ein bis 6 m hohes Bäumchen mit blattlosen Zweigen und relativ dickem Stamme (Fig. 357). Er hat ein sehr hartes schweres Holz und eine ungemein saftreiche, anscheinend als Wasserreservoir dienende Rinde; im Mai trägt er kleine gelbe Blüthen und im September kreiselförmige, etwas fleischige Früchte. Manchmal bildet der Saxaul kleine Wälder.

---

[1]) II, S. 11.

Zu den auffallenden und sehr verbreiteten Gewächsen gehört ferner Lasiagrostis splendens, ein über $2\frac{1}{2}$ m Höhe erreichendes Gras, welches vornehmlich auf salzigem Thonboden wächst und an günstigen Standorten ausgedehnte Dickichte bildet.

Recht gemein, aber weniger charakteristisch ist die bis Südrussland und auch in Australien verbreitete Nitraria Schoberi, ein kleinblätteriger, etwas succulenter und stacheliger Strauch, der am besten auf salzigem Thonboden gedeiht und bis 30 cm hoch wird. Seine Beerenfrüchte werden von allen Wüstenthieren gierig aufgefressen.

Zu den stattlichen Gewächsen gehören ferner die Tamarix-Arten, z. B. T. Pallasii, die 3 m hoch wird.

Darstellungen der Pflanzenformationen in den west- und central-asiatischen Wüsten liegen, wenigstens in den westeuropäischen Sprachen nicht vor, mit Ausnahme der folgenden Skizze des äussersten westlichen Randes der Wüste an der unteren Wolga, welche v. Herder nach Krassnow entworfen hat:

Der Hauptcharakterzug dieser Wermuthsteppenformation[1]) besteht in dem niedrigen Wuchse der dazu gehörenden Pflanzen, in ihrem seltenen Alleinstehen[2]), indem sie weite Räume nackter Erde zwischen sich lassen, und hauptsächlich in dem Ueberwiegen graugrüner Kräuter, die mit Haaren versehen sind, welche unter den Strahlen der Sonne lustig hervorwachsen und reich an ätherischen, aromatischen Oelen sind. Die Ablösung einer Form durch eine andere vollzieht sich auf diesen Steppen ungewöhnlich rasch und häufig, indem nach dem Erscheinen neuer Formen von den alten, verblühten oft keine Spur übrig bleibt. Die Steppe ist eigentlich nie vollständig ausgebrannt, obwohl sie lange so aussieht. Das kommt daher, weil meist sehr wenige Arten in Blüthe sind, ausgenommen im ersten Frühling, in welchem zarte und saftige Kräuter aus den Familien der Ranunculaceae, Cruciferae, Papaveraceae und Liliaceae und von den Gräsern Poa bulbosa überwiegen. Später treten an ihre Stelle Achillea Gerberi und die ganze Menge von Gräsern mit zusammengedrehten und harten Blättern. Auf sie folgen, parallel mit der zunehmenden Trockenheit und Hitze: Alhagi camelorum, Xanthium spinosum, Ceratocarpus arenarius und Eryngium campestre, d. h. lauter ungewöhnlich stachelige Pflanzen, deren zarte Blätter, womit sie im Frühling bedeckt sind, jetzt den bei trockenem Wetter hervortretenden Stacheln Platz machen. Am Ende des Sommers endlich erlangen das vollständige Uebergewicht die Wermutharten (Artemisia frigida und maritima) und die Salzkräuter, deren Wurzeln, da sie zwei Saschenen tief in die Erde eindringen, hinreichende Feuchtigkeit diesen Formen auch dann verschaffen, wenn alle Nachbarn vor Trockenheit zu Grunde gehen.[3])

§ 3. **Die südafrikanische Wüste.** Die westliche Küste Süd-Afrika's von Cap Frio (ca. 18° S.) bis ungefähr zum 30° S. besitzt ausgeprägtes

[1]) Nach unserer Terminologie ist dieselbe bereits zu den Wüstenformationen zu rechnen.
[2]) sic!
[3]) l. c. S. 58.

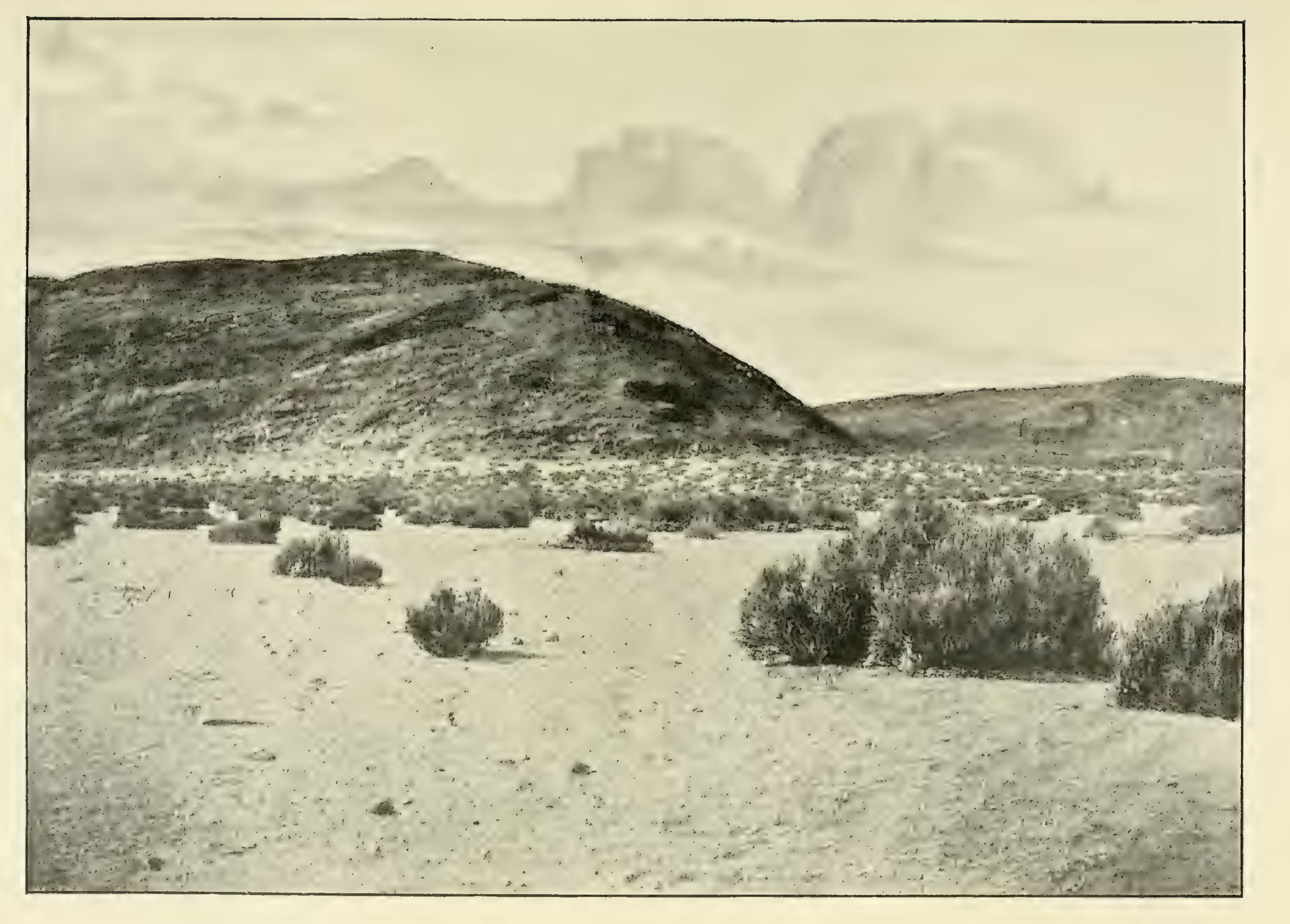


Fig. 359. Südwestafrikanische Wüste: Gross-Namaland, Guos, Wasserplatz zwischen Angra Pequena und Aos. Sandige Ebene mit Euphorbia sp. Nach einer Photographie von Herrn Dr. Ad. Schenck,

Wüstenklima. Das Binnenland derselben Breiten hat, südlich vom Wendekreis, ein nur wenig regnerisches Klima und auch das südlich gelegene Tafelland der Karroo besitzt durchschnittlich weniger als 30 cm Niederschläge. Das ganze Gebiet trägt bald ganz typischen, bald weniger ausgeprägten Wüstencharakter, ersteren an der Küste, letzteren im Binnenland.

Folgende Tabelle giebt die klimatischen Verhältnisse eines Küstenpunktes.

Südafrikanische Wüste.

Port Nolloth. 29° 14′ S., 16° 51′ E. 12 m ü. M.

Temperatur und relative Feuchtigkeit 2 Jahre (1890—91), Regen 14 Jahre.

	Temper. Mittel	Absol. Extreme [1])		Relative Feuchtigk. (1890 [1]))	Regen-	
		Max.	Min.		Menge	Tage
Januar	15.3	21.7	6.1	90	1.1	0.8
Februar	15.5	23.9	7.8	92	1.6	0.8
März	15.2	29.4	8.3	92	3.2	1.3
April	14.3	34.4	7.2	84	5.0	1.7
Mai	13.8	33.3	2.8	90	14.5	2.4
Juni	13.0	28.3	5.6	86	7.9	?
Juli	12.9	25.6	1.7	88	5.2	1.7
August	12.1	26.1	1.7	87	6.8	1.5
September	12.8	39.4	2.8	79	5.6	2.0
October	14.5	32.8	4.4	76	2.8	1.0
November	15.0	37.2	5.0	80	2.2	0.8
December	15.7	38.3	8.3	88	1.1	0.7
					57.0mm	16.9

Meteor. Zeitschr. 1893, S. 233.

Regenverhältnisse der Karroo in % der Jahressumme.

	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dez.
Südkarroo 33° S. B. Jahr 27 cm	8.1	13.3	16.6	9.2	8.7	5.1	5.2	5.4	5.6	8.6	8.1	6.1
Nordkarroo 31° S. B. Jahr 23 cm	15.1	12.6	22.4	9.7	8.9	4.8	3.6	3.2	5.5	4.2	6.0	4.6

Die südafrikanische Wüste ist in ihrem Küstentheile ein im Sande begrabenes, aus sehr alten Gesteinen bestehendes Hochgebirge, dessen Gipfel allein frei hervorragen. Nach Osten erstrecken sich, bis zu der Kalahari, steinige, von seichten Tälern durchzogene Hochebenen, welche, unter dem Namen Karroo, tief in das Innere des Kaplands eindringen.

[1]) Die Zahlen für das Jahr 1891 zeigen keine wesentlichen Unterschiede.

Die Vegetation ist dementsprechend, je nach dem Standorte, eine solche des Sandes, des lockeren Steinbodens oder der Felsen.

Im Littoralgebiete ist die Vegetation äusserst dürftig; die Pflanzen erheben sich ganz vereinzelt in weiten Abständen von einander, außer an einzelnen Stellen, wo Grundwasser sich angesammelt, oder, im Damaraland, längs der Wasserläufe, deren Ufer von dichten,

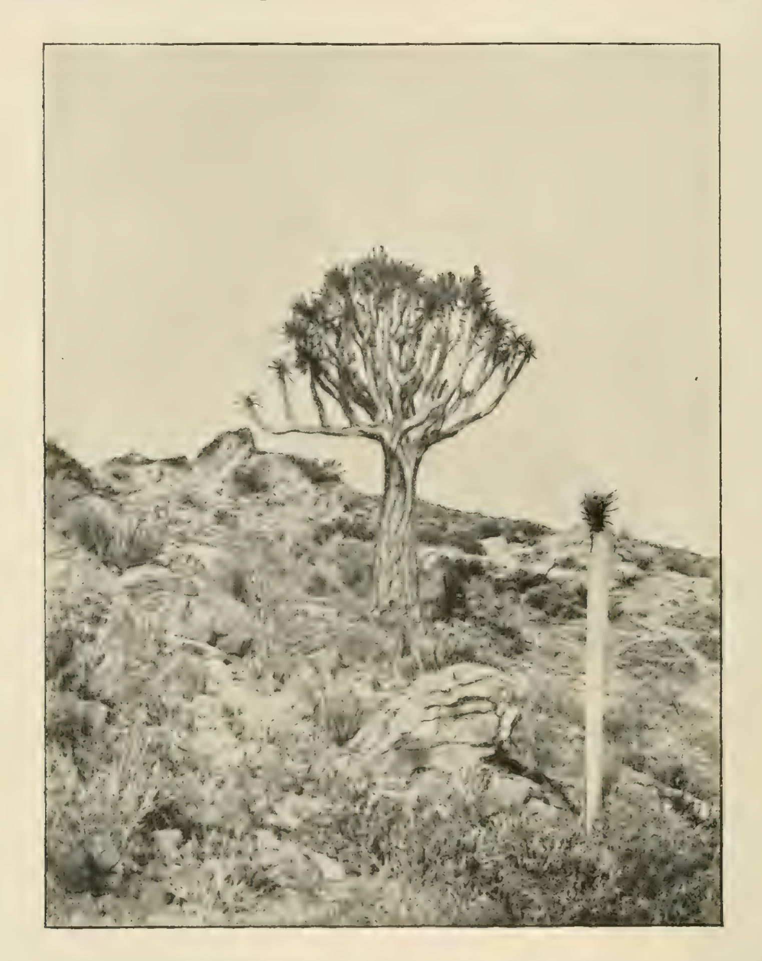


Fig. 360. Südwestafrikanische Wüste: Grossnamaland, Aloë dichotoma an Gneissfelsen bei Khukhaus, südl. von Aos. Nach einer Photographie von Herrn Dr. A. Schenck.

vorwiegend aus Acacien (A. detinens var. bijuga, A. hebeclada), nebst einigen anderen kleinen Bäumen und Sträuchern (Terminalia prunioides) und einer Liane, Clematis orientalis subsp. brachiata bestehenden Gehölzen bekleidet sind.

Der Charakter der Vegetation erfährt von den Ufern des Meeres bis zu der Grenze der halbwüstenartigen Steppen und Gehölze der Kalahari, eine

allmähliche zonenartige Veränderung, die theils auf die Unterschiede in der physikalischen Beschaffenheit und im Wassergehalt des Bodens, theils auf solche des Klimas zurückzuführen sind. In einigen Meilen Entfernung vom Strande mit seiner kümmerlichen Halophytenflora erhebt sich ein breiter Gürtel von Dünen und Felsen, auf welchen sich an vereinzelten Stellen kleine Colonien einer Gieseckia, eines Zygophyllum oder von Aristida subacaulis ansiedelt; sie sind von kurzer Dauer, denn bald werden sie unter dem vom Winde zugewehten Sande vergraben. Nur eine Pflanze vermag da der Gewalt des Windes Widerstand zu leisten, eine bis $1^1/_2$ m hohe strauchige Asclepiadacee mit ruthenförmigen Zweigen und dicken, lederartigen Blättern, Ectadium virgatum var. latifolium. Dieselbe wächst aber nicht im Sande, sondern ist zwischen Felsen bewurzelt und auf deren Leeseite beschränkt.

Jenseits der Dünen wird, mit dem Auftreten von Grundwasser, die Vegetation etwas reichlicher. Da tritt der Melkbosch auf, eine succulente Euphorbiacee. „Gleich Heuschobern auf einer immensen Wiese stehen diese dunkelgrauen $1^1/_2$ bis $2^1/_2$ m hohen Büsche auf der weissen, sandigen Fläche zerstreut.“ (Schinz.) Stets sind die Euphorbien von dem stattlichen Wurzelschmarotzer Hydnora africana begleitet. Noch weiter ostwärts treten allmählich andere Sträucher auf, dornige, sparrige Büttneriaceen, Acanthaceen, Scrophulariaceen, Acanthaceen. Sie werden immer zahlreicher und endlich zeigt sich als erster Baum, Aloë dichotoma Fig. 360). Der Wüstencharakter wird schwächer; die niedrigen Acaciengehölze, die dürre Aristida-Steppe der Kalahari stellen sich ein.



Fig. 361. Pelargonium undulatum Andr. Eine Knollenpflanze der Kapflora. $^1/_2$ natürl. Grösse. Nach Andrews.

Die Vegetation der 1800—2000′ hohen kapländischen Karroo-Halbwüste ist etwas weniger dürftig und zeigt eine grössere systematische Mannigfaltigkeit. Die Ufer der meist trockenen Flussbette sind, wie im nördlichen Theile der Küstenwüste, von Acaciagebüschen umsäumt

(Acacia horrida), allerhand Gesträuch und Gestrüpp erhebt sich aus dem zur trockenen Jahreszeit vorwiegend kahlen Boden, aus welchem die Frühlingsregen, wenn hinreichend ergiebig, — was nicht jedes Jahr der Fall, — die grünenden und blühenden Sprosse zahlreicher Bulbosen (Pelargonium sect. Hoarea. Liliaceen, Iridaceen, Amaryllidaceen etc.) hervorlocken. Die persistirenden Gewächse sind zum grossen Theile Succulenten, wie Euphorbien, Stapelien, Mesembryanthemum, Crassula-Arten, die sonderbaren Sarcocaulon mit schützender Harzhülle, im übrigen Gewächse vom ericoiden Typus und dann vielfach in ihren vegetativen Organen so ähnlich, dass erst genauere Betrachtung einer z. B. aus Vertretern der Compositen, Polygalaceen, Leguminosen, Euphorbiaceen, Ficoideen und Scrophulariaceen bestehenden Gruppe, deren systematische Heterogeneität nachweist[1]) Sehr viele der Karroopflanzen sind dornig und dadurch gegen die umherstreifenden Antilopenheerden etwas geschützt.

Die merkwürdigsten Gewächse der südafrikanischen Wüste sind Welwitschia mirabilis und die Cucurbitacee Acanthosicyos horrida, welche beide auf den nördlichen Theil des Küstengebiets, von der Walfischbai bis Cap Negro beschränkt sind und innerhalb ihres Verbreitungsbezirks nur einzelne Stellen bewohnen.

Die zu den Gnetaceen gehörige Welwitschia mirabilis, welche erst 1860 durch Welwitsch bei Mossamedes entdeckt wurde, aber auch südlicher bei der Walfischbai reichlich vorkommt, bewohnt die steinigen Flächen des Littoralgebietes (Fig. 362 u. 366). Sie besteht aus einem kurzen, beinahe knolligen, unverzweigten Stamme, der nur 1 dm hoch über den Boden hervorragt und sich nach unten in eine lange Pfahlwurzel verjüngt. Der bis 4 m im Umkreis messende oberirdische, von röthlicher Borke umhüllte Stammtheil ist auf seinem zweilappigen Gipfel schüsselartig vertieft, und trägt an seinem Rande zwei gegenständige, ungeheuer lange, bandförmige Blätter, die einzigen Assimilationsorgane, welche nach den Cotyledonen erzeugt werden; da die Pflanze anscheinend 100 Jahre alt wird, so würden diese Blätter alle anderen ähnlichen Pflanzenglieder an Lebensdauer weit übertreffen; doch ist letztere nur eine morphologische, nicht eine physiologische. Die Blätter werden nämlich an ihrer Basis durch Zellenbildung und Wachsthum fortwährend verjüngt, während ihr Gipfeltheil allmählich abstirbt und vertrocknet. An jungen Pflanzen ganzrandig, sind die Blätter älterer Pflanzen in zahlreiche Riemen zerspalten, die in mannigfach unregelmässigen Krümmungen regellos auf dem Boden umherliegen. Die zapfenartigen monöcischen Blüthenstände erheben sich aus Gruben in den Blattachseln.

Da es an vergleichbaren Verwandten der Welwitschia an anderen Standorten durchaus fehlt — die übrigen Gnetaceengattungen sind ganz abweichend gestaltet —, so wäre die Frage nach dem Antheil, welcher an der Ausbildung dieser sonderbaren Pflanzenform den klimatischen Bedingungen zukommt, eine

[1]) Scott-Elliot.

Fig. 362. Südwestafrikanische Wüste: Welwitschia mirabilis auf sandig-steinigen Ebenen nördlich von Tsoaaub, Damaraland. Nach einer Photographie von Dr. A. Schenck.

Fig. 363. Südwestafrikanische Wüste: Flussbett des Khusub bei Gagugam, Namaland. Links Acacia giraffae, in der Mitte Euclea pseudebenus, rechts Acacia horrida. Nach einer Photographie des Herrn Dr. A. Schenck.

müssige. Jedenfalls erscheint die einzig dastehende Structur und die Art ihrer Entwickelung mit den Lebensbedingungen in der Wüste in vollstem Einklang.

Die Naras, Acanthosycios horrida, steht im System weit weniger isolirt da, so dass die Abweichungen ihrer vegetativen Organe von denjenigen anderer Cucurbitaceen sich zum grossen Theile auf Anpassung an das Klima zurückführen lassen. Wahrend die Welwitschia auf Steinboden zwischen den Sanddünen beschränkt ist, bekleiden die bis $1\,^1/_2$ m hohen struppigen Narasbüsche deren Gipfel und Abhänge. Die weit verzweigten grünen, sehr festen, bis 2 cm dicken Achsen tragen in der Achsel rudimentärer Blätter gegenständige kräftige Dornen. Die Sprosse werden, wie bei den meisten anderen Wüsten-



Fig. 364. Aus der südwestafrikanischen Wüste. Sarcocaulon Marlothi Engl. Hereroland. Nat. Grösse. Nach Engler.



Fig. 365. Sarcocaulon sp. Harzhülle des Stengels. $^2/_3$ nat. Gr.

pflanzen, durch die Wurzeln weit übertroffen. Letztere sind armsdick und oft über 15 m lang. Die Blüthen bieten nichts Bemerkenswerthes; die Früchte sind grossen Apfelsinen oder besser Pampelmussen an Grösse und Form vergleichbar.

In vollendeter Weise ist die Pflanze den so ungünstigen Existenzbedingungen angepasst. Die Wurzeln wachsen in die Tiefe, bis sie das für das Leben der Pflanze unumgänglich nothwendige Grundwasser erreichen; der allerdings reichliche nächtliche Thau, welcher die Existenz mancher kleinen Kräuter ermöglicht, ist, da er den Boden nur oberflächlich benetzt, für die Naras nutzlos. Ist aber die Verbindung mit dem Grundwasser hergestellt, so zeigt die Naras lebhaftes Wachsthum und grosse Zähigkeit. An windigen Standorten auf losem Sande wachsend, wird sie häufig vollständig verschüttet,

doch bald ragen ihre Zweige wieder frei empor und so wird sie allmählich zum Mittelpunkt eines Dünenhügels, dessen Gipfel der grüne Narasbusch krönt.

Die Aeste sind in vollkommenster Weise gegen übermässige Verdunstung durch mannigfache Vorrichtungen, wie einen mächtigen Sklerenchymring — der auch die nothwendige Biegungsfestigkeit bedingt —, Reduction der Intercellularen, wasserhaltiges Hypoderma, vertiefte Lage der Spaltöffnungen, dicke Cuticula und Wachsschicht geschützt. Die sehr saftigen Früchte wachsen und reifen zu der Zeit, in welcher das Grundwasser am reichlichsten vorhanden ist.



Fig. 366. Welwitschia mirabilis. $^1/_6$ nat. Grösse.

Intensiv bittere Stoffe schützen sämmtliche Theile der Pflanze gegen die Fressgier der Thiere, verschwinden jedoch in den reifen aromatischen Früchten, deren Verbreitung durch Schakale geschieht.

§ 4. **Australische Wüste.** Ueber die Formationen der australischen Wüste liegen brauchbare Mitteilungen nicht vor. Die dürftig bewachsenen oder unbewachsenen Flächen scheinen von denjenigen, die von „Scrub" bedeckt sind, sehr zurückzutreten. Triodia-Arten, in Südaustralien auch Spinifex hirsutus (Fig. 368), bilden auf Sandboden die Hauptbestandtheile

der Vegetation, während verkrüppelte Eucalypten hier und da auftreten und salzige Standorte von Chenopodiaceen und Zygophyllaceen bewohnt sind.

2. Die Wüsten Amerika's.

§ 1. **Die nordamerikanische Wüste.** Das breite Thal zwischen Sierra Nevada und Rocky Mountains, bezw. ihren südlichen Fortsätzen, in welchen die Staaten Nevada und Utah, das westliche Arizona und das südliche Californien liegen, besitzt ein typisches Wüstenklima mit weniger als 20 cm jährlichen Niederschlägen, die im südlichen Theile vorwiegend im Hochsommer, im mittleren und nördlichen jedoch mehr im Winter fallen, aber anscheinend keine grosse Regelmässigkeit zeigen.[1]) Die Lufttrockenheit ist eine sehr grosse. Der nördliche hochgelegene Theil hat kalte, der südliche tiefgelegene milde Wintertemperaturen; die Sommertemperaturen sind namentlich im Süden sehr hoch und stellenweise die höchsten, die überhaupt in Nordamerika vorkommen.



Fig. 367. Harpagophytum pinnatifidum Engl., eine südafrikanische Knollenpflanze. Griqualand. Nach Engler.

In den gleichen Breiten wie die Wüste ist am östlichen Abhang der Rocky Mountains, namentlich in den westlichen Theilen von Süd-Dakota, Wyoming, Nebraska, Kansas, Colorado und im östlichen Neu-Mexico, das Klima weniger regenarm und von Grasflurcharakter, so dass thonige oder thonlehmige Bodenarten sich mit Steppen über-

[1]) Vgl. Hann, Handb. III, S. 289 u. Atlas XI u. XII.

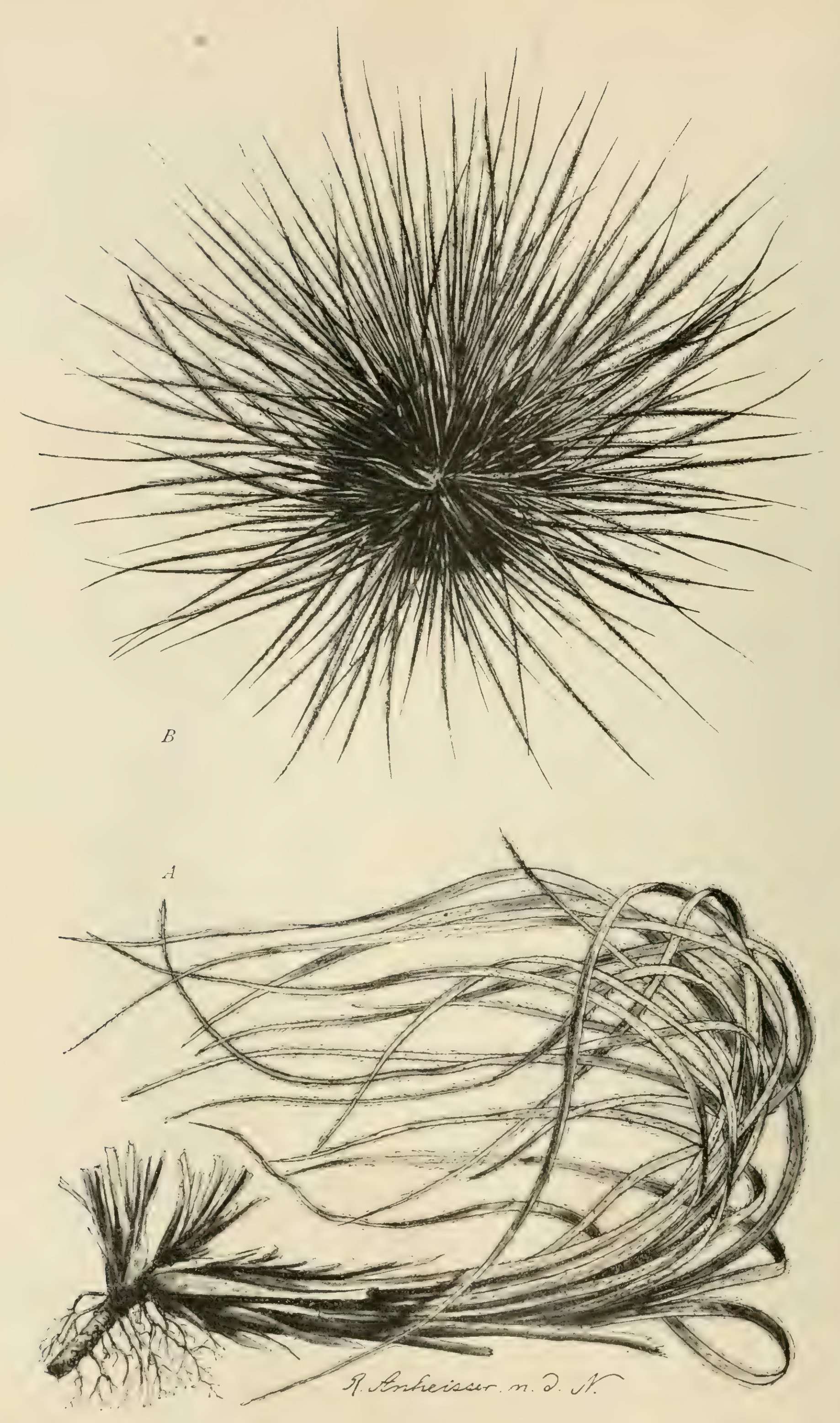


Fig. 368. Australische Wüstenflora: Spinifex hirsutus. *A* Vegetativer Spross. *B* Fruchtstand. 2/3 nat. Gr.



Fig. 369. Aus der Mohave-Wüste im südlichen Kalifornien. Yucca brevifolia.
Nach einer Photographie.

ziehen, sobald hingegen der Boden durchlässiger wird, reichen die noch sehr mässigen Niederschläge nicht mehr hin und der Wüstencharakter



Fig. 370. Aus der nordamerikanischen Wüste: Sarcobatus Baileyi Cov. Nach Coville.

tritt mehr oder weniger typisch zum Vorschein. Dieses ist namentlich der Fall in den sogenannten „bad lands" (Süd-Dakota, Nebraska) und im Llano Estacado von Neu-Mexico.

Klima der nordamerikanischen Wüste.

Mittlere monatliche Regenmenge in zehn Stationen
(in englischen Zoll, 1 Zoll = 25 mm 4 °).

(Californien: Barstow, Bishop Creek, Camp Cady, Camp Independence, Daggelt, Fenner, Keeler, Needles. — Nevada: El Dorado Cañon. — Arizona: Yuma.)

Januar . .	0.638	Mai . . .	0.318	September .	0.141
Februar . .	0.609	Juni . . .	0.035	October . .	0.184
März . . .	0.642	Juli . . .	0.218	November .	0.278
April . . .	0.165	August . .	0.300	December .	1.627

Jahr: 5.155 inches = 13.09 cm.

Temperaturverhältnisse in Utah und S.-W.-Arizona.

	Januar	April	Juli	Octbr.
Salt Lake City (40° 46′ N., 1300 m ü. M. . .	—3.0	9.6	24.1	10.8
Fort Mohave in Arizona (35° 6′ N., 180 m ü. M.)	11.2	23.2	34.7	23.8

Klima von Death Valley (Californien, Furnace Creek).
(36° 4′ N., 116° 51′ W., ca. Meeresniveau. 1891.)

	Temperatur Mittlere Extreme	Temperatur Tägliche Extreme	Temperatur Absolut. Max.	Relative Feuchtigkeit Mittel	Relative Feuchtigkeit 5 p.	Regen-summe	Wind-Geschwind. pr. m in Sec.	Bewöl-kung
Mai	36.1	21.1	40.6	26	18	4.6	4.4	3.6
Juni	41.1	25.0	50.0	20	14	1.3	4.7	3.0
Juli	46.7	30.6	50.0	20	13	9.4	4.1	3.1
August	46.1	28.3	50.0	21	13	15.2	4.6	2.5
September	40.0	24.4	48.3	27	20	5.1	5.0	2.8

Vom 30. Juli bis 9. August stieg die relative Feuchtigkeit bei den Nachmittagsbeobachtungen nicht über 13 % hinaus, das Mittel war 8 %. Absol. Minimum d. relat. Feucht.: 5 % bei 44° C. — Wahrscheinliche jährliche Regenmenge: 114 mm. Meteorol. Zeitschr. 1893, S. 19 u. f.

Die einzige auch ökologische Verhältnisse berührende Arbeit über die nordamerikanische Wüste westlich von den Rocky Mountains ist der Bericht Coville's über seine Reise in Süd-Californien, namentlich im trockenheissen „Death Valley."

Die nordamerikanische Wüste setzt sich aus mehreren Höhenstufen zusammen, von welchen nur die unterste, die „untere Sonora-Region", von Coville untersucht wurde. Dieselbe ist durch zwei häufige und auf sie beschränkte Sträucher, die Zygophyllacee Larrea tridentata und die Composite Franseria dumosa charakterisirt und erstreckt sich über den

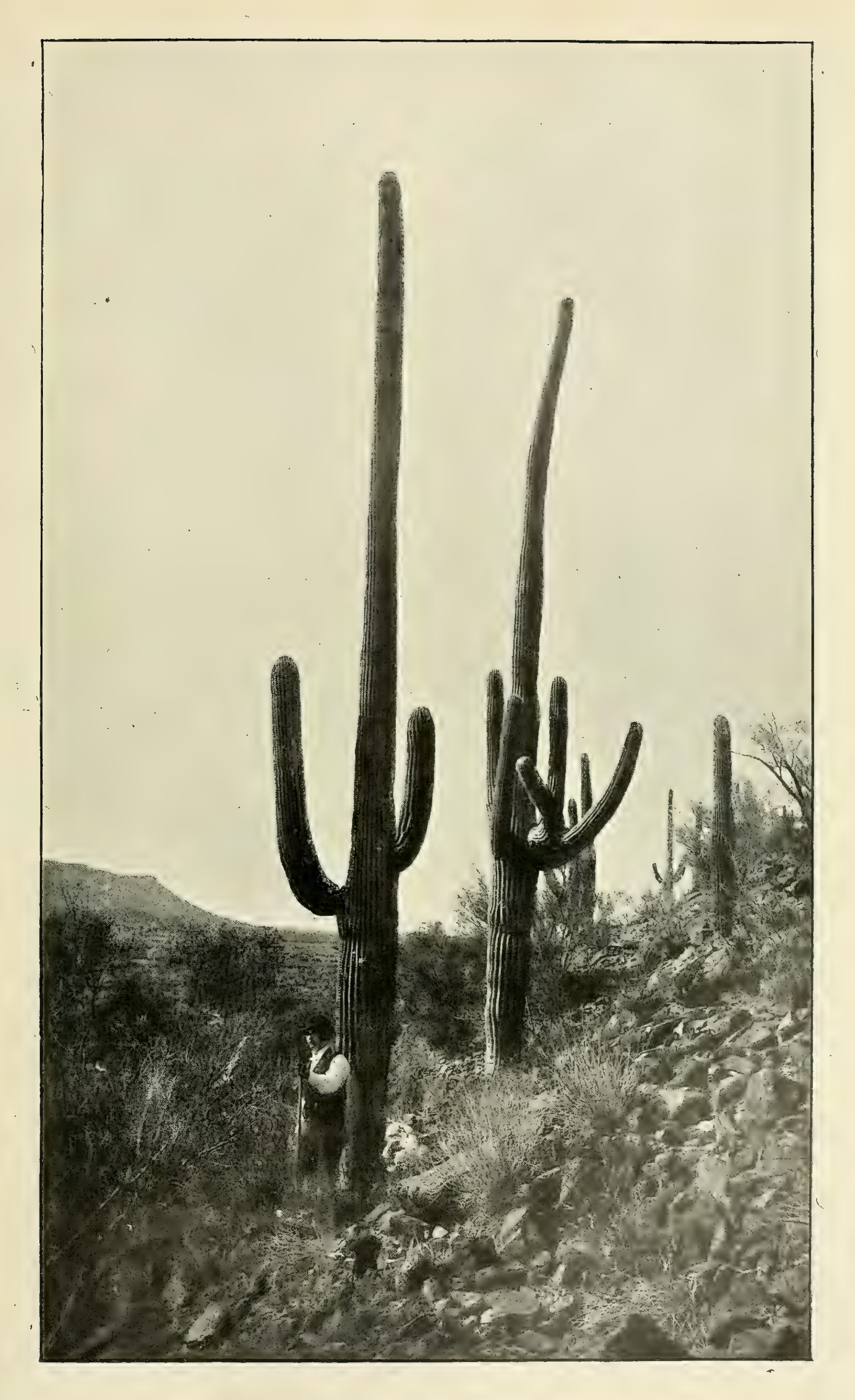


Fig. 371. Nordamerikanische Wüste: Cereus giganteus im Giladesert.
Nach einer Photographie.

westlich von der Sierra Nevada gelegenen Theil Californiens sowie über Theile von Nevada, Utah und Arizona.

Das Areal ist vornehmlich von ausgedehnten „mesas“[1]) eingenommen, deren Boden steinig ist oder sogar aus grösseren Blöcken besteht, während horizontale, von den Bergen entferntere Flächen gleichmässig



Fig. 372. Washingtonia filifera Wendl. In der süd-californischen Wüste. Aus „Garden and Forest“.

feinkörnige Bodenbeschaffenheit zeigen. Letztere ist kalkig, thonig oder kieselig, je nach der Felsart, dem der Boden seinen Ursprung verdankt.

Holzgewächse sind zahlreich, jedoch sämmtlich strauchig, ausser den Yucca-Arten (Yucca brevifolia[2]), welche eher als baumartig zu be-

[1]) Span.: Tisch. [2]) Syn.: Yucca arborescens Torr.

zeichnen sind, Fig. 369 und Y. macrocarpa) und beide auf die höheren Theile der Region beschränkt sind.

Besonders häufige Sträucher sind ausser den beiden anfangs erwähnten: Tetradymia comosa, Acamptopappus sphaerocephalus,[1] Amphiachyris Fremontii,[1] Aster mohavensis, Atriplex confertifolia, A. hymenelytra, Bebbia juncea, aspera,[1] Cassia armata, Cereus Engelmannii, Echinocactus polycephalus, Ephedra californica, Hymenoclea salsola[1]), Krameria parvifolia, Lycium Andersonii, Opuntia basilaris, O. echinocarpa, Salazaria mexicana[2]).

Manche dieser Arten sind, ähnlich wie die Yucca, an höhere Regionen gebunden; einige zeigen sich von edaphischen Einflüssen



Fig. 373. Aus der nordamerikanischen Wüste: Ufer des grossen Salzsees, Utah. Nach einer Photographie des Herrn Fr. Soennecken.

abhängig; so wächst Atriplex hymenelytra nur auf alkalireichem kiesigen Boden, Cassia armata auf trockenem Sande.

Die gewöhnlichsten Stauden der Mesas sind Cladothrix oblongifolia[3]), Euphorbia polycarpa, Lepidium Fremontii und Mirabilis laevis, während unter den zahlreichen Annuellen folgende Arten besonders häufig sind: Atrichoseris platyphylla[4]), Chorizanthe rigida[5]), Cleomella obtusifolia[6]), Encelia eriocephala[4]), Eschscholtzia minutiflora, Gilia floccosa[7]), Leptosyne Bigelovii[1]), Plantago patagonica, gnaphaloides und Sisymbrium canescens.

Die felsigen Abhänge der Bergketten tragen nur charakteristische, in Spalten oder im Schatten der Felsen wachsende Arten:

---

[1]) Composit. [2]) Labiat. [3]) Amarant. [4]) Composit. [5]) Polygon. [6]) Capparid. [7]) Polemon.



Fig. 374. Aus der Felsenwüste im nordwestlichen Arizona. Grosser Canon des Coloradoflusses. Pinus monophylla. Nach einer Photographie.

Sträucher wie Aplopappus cuneatus, Bigelovia teretifolia, Coleosanthus atractylioides[1]) und Hofmeisteria pluriseta[1]); Stauden wie Arenaria macradenia, Eucnide urens[3]) und einjährige Pflanzen, wie Macrocalyx micranthus[4]), Parietaria debilis und Pterostegia drymarioides.[2])

Sehr eigenartige Standorte sind die sogenannten trockenen Seen, Stellen, wo, nach einem heftigen Regenschauer, das Wasser sich ansammelt, jedoch meist, um bald zu verdunsten. Der Boden besteht aus sehr hartem Ton und ist reich an Alkalien, nicht genug jedoch, um zur Entstehung krystallinischer Ueberzüge Anlaß zu geben. In grossen Thälern, zwischen hohen Bergen, bleibt der Boden an solchen Lokalitäten beständig feucht und zeigt, wo nicht von Wasser bedeckt, Salzüberzüge. In solchen Fällen spricht man von Sümpfen. Die trockenen Seen sind



Fig. 375. Nordamerikanische Wüste in Arizona. Artemisia tridentata (Sagebrush). Nach einer Photographie.

nur an ihrem Rande bewachsen und zwar zeigt sich vornehmlich Gesträuch von Atriplex polycarpa, oft von A. confertifolia und Suaeda suffrutescens begleitet. Die Sümpfe zeigen ebenfalls nur an ihren Rändern Vegetation. Letztere ist aber oft sehr üppig und in sehr deutliche, zum Teil mehrere hundert Meter breite Gürtel differenzirt.

Dem Sumpfe zunächst befindet sich ein Gürtel von Allenrolfea occidentalis[5]), gürtelweise folgen, alle auf von Salz bedecktem Thonboden, zunächst Juncus Cooperi, sodann, zusammen, Sporobolus airoides und Pluchea. Der vierte Gürtel zeigt Anhäufungen von Sand um die Pflanzenstöcke herum; Prosopis juliflora und Atriplex canescens (Fig. 381), zuweilen von Suaeda suffrutescens begleitet, bilden hier die Vegetation. Der fünfte Gürtel ist durch

---

[1]) Composit. [2]) Polygon. [3]) Loasac. [4]) Hydrophyll. [5]) Chenopod.

Atriplex polycarpa, der sechste durch Larrea tridentata vornehmlich gebildet. Dann beginnt die gewöhnliche Mesa-Vegetation.

Die Oasen um Quellen herum und an fließenden Gewässern besitzen eine Vegetation tropophiler Bäume und Sträucher, wie Populus Fremontii, Prosopis pubescens, Salix longifolia, S. nigra, venulosa und verschiedene ebenfalls von denjenigen des Wüstenbodens abweichende Stauden.



Fig. 376. Artemisia tridentata. Aus der Arizona-Wüste. Nat. Gr.

Die über 1500 m liegenden, die obere Sonora-Region bildenden Theile der Wüste sind weniger trocken als die unteren und durch einzeln wachsende Bäume von Pinus monophylla (Fig. 374) charakterisirt. Auch Juniperus californica und utahensis sind hier häufig. Die Gesträuchflora ist von derjenigen der unteren Sonora-Region nicht weniger verschieden. Hier ist die buschige graue Artemisia tridentata häufig (Fig. 375 und 376), ferner Ceanothus Greggii, Garrya Veatchii, flavescens, Kunzia glandulosa, Ribes leptanthum. brachyanthum, Salvia carnosa. Der Uebergangsgürtel zwischen dieser Region und derjenigen der unteren Sonora ist namentlich durch Yucca brevifolia charakterisirt. Noch höher, entsprechend der zunehmenden Feuchtigkeit, zeigen sich auf den höchsten Gebirgen der Wüste Kiefernwälder, welche mit denjenigen der Küstenseite nahe übereinstimmen.

Die Anpassungen an die klimatischen Bedingungen, namentlich an die Trockenheit sind denjenigen, die Volkens so genau für die Sahara dargestellt hat, sehr ähnlich; doch scheinen sie, mit Ausnahme der vorwiegend auf die obere Sonoraregion und die Salzstellen der unteren beschränkten Succulenten (Cactaceen, Chenopodiaceen) der Wasser-



Fig. 377. Big bad lands von South Dakota, vom Gipfel des Sheep Mountain gesehen. Juli 1897. Photographie des Geologic. Departm. der Universität Nebraska.

speicher zu entbehren. Die Sträucher sind meist dicht buschig, von rundlicher Gestalt, ähnlich wie in der Sahara und auf feuchterem Boden bedeutend höher als an den trockensten Standorten. Von den beiden häufigsten Sträuchern wird Larrea tridentata 1 bis 1 $^1/_2$ m, Franseria dumosa nur 0,3 m hoch, die Dimensionen der anderen Arten schwanken innerhalb dieser Extreme. Reduktion der Laubflächen und dichte Behaarung, welche der Vegetation eine graue Färbung verleiht, scheinen die gewöhnlichsten Schutzmittel gegen Transpiration bei den Sträuchern darzustellen. Dornige Gewächse sind häufig.

Die „Grundwasservegetation" ist ganz vorwiegend strauchig; Stauden sind relativ selten und nur ganz wenige perenniren durch die unterirdischen Theile (Cucurbita palmata, C. foetidissima, Rumex hymeno-



Fig. 378. Wüste in den San Francisco Mts, Arizona mit Agave applanata var. Parryi. Nach einer Photographie des Herrn Dr. Parry, repr. bei Malford l. c.

sepalus). Die übrigen Stauden sind an der Basis verholzt und daher eher als Halbsträucher zu bezeichnen.

Wie in der Sahara, rufen die Frühjahrsniederschläge eine relativ artenreiche kurzlebige Regenflora hervor, deren Arten, mit Ausnahme der erwähnten nur unterirdisch perennirenden drei Stauden, sämmtlich Annuellen sind. Entsprechend der sehr ungleichen Ergiebigkeit der Regen ist diese Flora, welche im Februar erscheint und im April abstirbt, in verschiedenen Jahren sehr ungleich üppig. So fand, nach Coville, Herr C. R. Orcutt, in der Colorado-Wüste, einige Wochen nach dem grossen Februarsturm von 1891, 10 Fuss hohe Stöcke eines Amarantus; ein Jahr später, bei sehr geringer Regenmenge, sammelte er am selben Orte fruchtende Exemplare derselben Pflanzenart, die nur 10 mm hoch waren.

Coville sammelte in Surprise Cañon (Panamint Mountains), ohne besonders kleine Exemplare zu suchen, 11 mm hohe fruchtende

Exemplare von Lepidium lasiocarpum, 17 mm hohe von Mimulus rubellus, 16 mm hohe von Draba caroliniana micrantha, 7 mm hohe von Piptocalyx circumcissus und 9 mm hohe von Stylocline micropoides.

Ebenso wie in der Sahara, entbehren die ephemeren Regenpflanzen der nordamerikanischen Wüste der ausgeprägten xerophilen Structur.

Der durch Mitwirkung von Boden und Klima bedingte wüstenartige Charakter gewisser Landschaften am östlichen Fuss der Sierra Nevada erreicht seinen Höhepunkt in den zwischen Missouri und



Fig. 379. Nordamerikanische Wüstenflora: Tetradyma canescens D. C. *1* auf $^1/_3$ verkleinert. *2* nat. Gr. Kgl. Herb. Berlin.

Platte gelegenen „bad lands", einem nur mit überaus dürftiger Vegetation besetzten, reich zerklüfteten und zerrissenen Gebiet, dessen lockerer, durch jeden Regen tiefdurchfurchter Boden seine Oberfläche fortwährend verändert (Fig. 377, 380). Oft fehlt auf weiten Strecken jede Spur von Vegetation. So berichtet Rydberg: „Hier war ein mehrere „sections"[1] grosses Stück Land bestehend aus fortwährend aufeinander folgenden, durch schmale Rücken getrennten Cañons. Nicht ein grüner Fleck war sichtbar."

[1]) Eine section = 2.59 qkm.



Fig. 380. Bad lands in Süd-Dakota. Nackte Hügel mit einigen Grasflächen in den Zwischenthälern. Juli 1897. Photographie des Geolog. Departm. der Universität Nebraska.

Zwei Gewächse bilden die Hauptmasse der dürftigen Vegetation, Sarcobatus vermiculatus, ein dorniger, $^1/_2$ bis 1 m hoher succulenter Strauch (Fig. 382, *2*, *3*) und die weiss wollige Eurotia lanata (Fig. 382, *7*).

Wüstenartige Strecken zeigen sich auch auf den Plateaus. am östlichen Fusse der Rocky Mountains, sobald der Boden durchlässige Beschaffenheit annimmt, während thonreichere Böden ausgeprägt xerophile, wenn auch oft geschlossene Steppenformationen tragen. Diese dürren Steppen, deren Grasarten vornehmlich Buchloe dactyloides und Bouteloua oligostachya sind, ernähren oft in sehr grossen Mengen eine niedere Opuntia-Art mit auf der Kante gestellten Gliedern, Opuntia polyacantha (Fig. 383). Von Anfang Juli an, nach dem Vertrocknen und Verschwinden der Gräser, ist die oberirdische lebende Vegetation beinahe nur noch von der Opuntia gebildet; dieselbe bildet grüne Flecke zwischen den strohgelben Gerippen des Lepidium intermedium (Pfeffergras), welches solche Formationen häufig in erster Linie zusammensetzt („Peppergrass-Cactusformation").



Fig. 381. Aus der nordamerikanischen Wüstenflora: Atriplex canescens. Nat. Gr.

Reinen Wüstencharakter zeichnet die „Halbstrauchformation" aus, in welcher tiefwurzelnde, kleinblätterige, stark behaarte Artemisia-Arten (Sagebrush), namentlich A. tridentata (Fig. 376), die lockere, durch breite nackte Zwischenräume unterbrochene Vegetation bilden. Stellenweise herrschen andere Compositen von nicht minder xerophilem Gepräge in der Formation vor, z. B. Eurotia lanata (Fig. 382, *7*), Bigelovia graveolens (Fig. 382, *1*), Gutierrezia Sarothrae u. a. Alle diese Halbsträucher werden 1 bis $1^1/_2$ m hoch. Für sandige Flächen ist Artemisia filifolia charakteristisch; sie bildet, im Gegensatz zu ihren vorher erwähnten Verwandten, rein grüne, sehr hohe Büsche.

§ 2. **Die mexikanischen Wüsten und Halbwüsten.** Das mexikanische Hochland besitzt im Durchschnitt ein trockenes Klima, doch ist dasselbe meist beträchtlich regenreicher als dasjenige der nordamerikanischen Wüste. In den in der Literatur befindlichen klimatischen Tabellen wird man nirgends ein Wüstenklima finden, sondern Regenmengen von 50 cm und mehr, welchen, auch bei hohen Temperaturen, ausser auf sehr durchlässigem Boden eine weniger dürftige Vegetation ent-



Fig. 382. Aus der nordamerikanischen Wüstenflora.
1 Bigelovia graveolens Gray. 2—3 Sarcobatus vermiculatus Torr. 4 Halostachys occidentalis. 5—6 Grayia polygaloides H. et A. 7 Eurotia lanata Mag. Nat. Gr. Kgl. Herb. Berlin.



Fig. 383. Big bad lands of South Dakota. Im Hintergrund: Sheep mountain. Opuntia polyacantha, Bouteloua oligostachya, Agropyrum pseudorepens. Juli 1897. Nach einer Photographie des Geol. Departm. der Universität Nebraska.

sprechen muss. Mexiko hat aber ein sowohl in horizontalen als auch in vertikalen Richtungen ausserordentlich rasch wechselndes Klima und es ist mit Sicherheit anzunehmen, dass für die dürrsten, unbewohnten Gebiete zahlenmässige meteorologische Daten zur Zeit noch fehlen. So schreibt Hann über ein Gebiet, in welchem ausgedehnte Wüsteneien sich befinden: „In der Umgebung des Pik von Orizaba herrscht im Sommer der NE Passat, das Land ist bis auf 80 km nach SW. hin trocken und staubig, nur gelegentlich fällt ein Regenschauer, an der Ostseite regnet es dagegen jeden Nachmittag . . .



Fig. 384. Yucca glauca auf hohen felsigen Ebenen im westlichen Nebraska. Nach einer Photographie des geolog. Departm. der Univ. Nebraska.

Im Winter fällt kaum ein Regen, im Sommer oberhalb 500 m reichlich, die SW.-Seite des Berges ausgenommen. Von der Küste bis zu 500 m ist das Land eine Steppe, die Vegetation dürftig.“

Dem buntscheckigen Klima Mexiko's entspricht eine ebenso bunte Differenzirung der Vegetationsdecke. Die regenreichen Abhänge der Gebirge tragen Hochwälder von verschiedenartigem Typus, die trockenen Abhänge und die Hochebenen hingegen vornehmlich xerophile Dorngehölze mit zahlreichen Succulenten, und diese Formationen gehen, bei zunehmender Trockenheit des Klimas, in Wüsten über. Eine scharfe Grenze ist natürlich nicht vorhanden und Uebergangsformationen, Halbwüsten,

sind in allen Abstufungen vorhanden. Edaphische Einflüsse spielen bei der Gliederung jedenfalls eine grosse Rolle. Ausserdem befinden sich die mexikanischen Wüsten meist in hohen Regionen, in welchen die trocknenden Einflüsse des Höhenklimas (vgl. Abschn. IV) sich bereits geltend machen.[1])

Herr Dr. G. Karsten, der gemeinschaftlich mit Herrn Prof. Dr. Stahl das mexikanische Hochland im Herbst 1895 bereiste, hatte die Güte mir folgende Aufzeichnungen auf meinen Wunsch mitzutheilen. (Vgl. Fig. 386—390.)

„Die Kakteen-Agaven-Vegetation lernte ich besonders in der Nähe von Tehuacan kennen. Der Ort hat eine Meereshöhe von etwa 1700 m. Der Sommer hat warme, sonnige Tage, wenig oder kaum Regen und im Verhältnis sehr kalte Nächte. Im Winter fällt auch Schnee, der aber nicht liegen bleibt."

„Die betreffende Vegetation bekleidet die sanft gerundeten Höhenzüge, die sich an der Strasse nach Esperanza beiderseits hinziehen; die Süd- und Westseiten sind stets reich, die Nordseiten weisen kaum einzelne Mamillarien als letzte Ausläufer der Vegetation auf. Der Boden ist Fels, meist sehr kalkreich."

„An solchen Hügeln überblickt man weithin die Formen der Bodenerhebung sehr genau, da nur eine ganz niedrige graue Vegetationsdecke ihn überzieht. Vereinzelt oder zu Gruppen beisammen fallen die klotzigen Echinocactus ingens-Exemplare auf, wie die mehr im Thal bleibenden grossen Yuccabestände."

„Bei genauerer Betrachtung besitzt diese gleichmäßig graue Vegetationsdecke einen staunenswerthen Reichthum: Agaven, Dasylirien und vereinzelte Erdbromeliaceen, Sedum- und Echeveria-Arten; dann zahllose Dornsträucher, besonders Mimoseen, eine Cassia, viele rollblätterige, lederige, weiss behaarte Sträucher, meist Compositen, die einen scharfen, oft insectenpulverartigen Geruch verbreiten, und blattloses Gestrüpp, darunter eine Ephedra. Der Graswuchs am Boden ist dünn und discontinuirlich. Grüne und weisse oder doch weissliche, oft langstachelige Mamillarien und dichte Kugelrasen von kleinen Echinocactusarten, dazwischen oft Tradescantia navicularis, bilden die krautige Vegetation."

„Bemerkenswerth erscheint mir, dass die Sträucher, besonders auch vereinzelte grössere Opuntien, stets mit kleinen sparrig-rosettigen Tillandsien behangen sind; die Luftfeuchtigkeit kann also nicht so ganz gering sein. Die tiefe Temperaturerniedrigung der klaren Nächte dürfte — vielleicht in Verbindung mit der durch die Form der Tillandsien

[1]) Der nahe Zusammenhang zwischen den mexikanischen und nordamerikanischen Wüstenformationen veranlasste mich, sie an dieser Stelle, und nicht mit den Höhenformationen zu behandeln.



Fig. 385. Dürre wüstenähnliche Steppe. Sybil River, Wyoming. Buchloe dactyloides, Artemisia tridentata. Nach einer Photographie von Herrn F. E. Marcy.



Fig. 386. Mexikanische Halbwüste bei Venadito. Nach einer Photographie des Herrn Prof. Dr. Stahl.

verstärkten Wärmeausstrahlung — wohl allnächtlich eine Condensation von Wasser, wenn auch oft nur in geringfügigem Grade, herbeiführen.“

„An stärker kalkhaltigen Orten — fast reinweiser Kalkfels — oberhalb Carnero bei Tehuacan treten Echinocactus robustus mit Mamillaria mutabilis maschalacantha auf, ferner eine blattlose besenförmige Euphorbiacee mit kleinen weissen Blüthen und Pedilanthus-Gestrüpp, das ebenfalls seine Blätter abgeworfen hat, vereinzelte Bäumchen von Peireskia spathulata, Agave Corderoyi und die weiss geränderte Agave Gilbeayi, endlich zahlreiche, nicht näher bestimmte Bromeliaceen mit scharf dornigen, stechenden Blättern.“

„Eine ähnliche, aber ärmlichere Vegetation sah ich dann noch auf dem Plateau von Oaxaka von St. Dionysio bis Oaxaka selbst (1750 m bis 1600 m): ganz niedrige silberweisse Mamillarien in großer Menge, einem ebenfalls niedrigen Bromeliaceenrasen von grauer bis weisser Färbung eingesprengt. Es war im November und des Morgens lag Reif. Mais und Bohnen waren erfroren. Am Tage herrschte eine Temperatur von 15—20° C.“

§ 3. **Südamerikanische Wüsten.** Der schmale westliche Wüstenstrich von Süd-Amerika, von Peru his Nordchile, hat eine überaus dürftige, ökologisch noch gar nicht untersuchte Vegetation. Der Wüstenstreifen östlich der Anden stellt in seinem argentinischen Theile eine Verkümmerung der Espinalformation dar, ausser auf den ausgedehnten salzigen Flächen, welche eine hauptsächlich von Salsolaceen gebildete Halophytenvegetation besitzen. Folgende Schilderung des südlichen, patagonischen Theils dieses Wüstengebiets durch Niederlein giebt einige Vorstellung von den Existenzbedingungen der Vegetation und berührt die damit zusammenhängenden ökologischen Eigenthümlichkeiten.

. . . „Man kann den monotonen, d. h. allgemein dürftigen und strengen, oft unheimlichen Ausdruck der Vegetation verstehen. Denn hier liegt die traurige patagonische Formation bloss, dort ist für Tausende von Quadratleguas nur dürres Gras und loser, mit Salzen gemengter Sand aufgehäuft. Darüber wölbt sich ein klarer, kalter, unwirthlicher Himmel. Die Sonne brennt und Cordillerenstürme und Winde vom südlichen Eismeere fegen über die Steppe und Wüste. Weiter nördlich, und zwar im Nordosten, ist meist erst der Kampfplatz, wo ein Nord- oder Nordostwind den Sieg erringt. Die Regen fallen mithin selten. Ihr Wasser ist bald von den flachen Wölbungen in die Mulden und Senkungen der weiten Ebenen verlaufen oder in die Salzmoräste der Dünenthäler, wenn nicht in die Lagunen der enorm ausgedehnten Sandflächen verflossen. Kein Bach, kein Fluss schlängelt sich zu den wenigen Strömen; und nur dadurch, dass der rothe und schwarze Fluss das Hochgebirgswasser in tiefer Rinne hinabwälzen, erreichen sie das Meer. Der Salzfluss versiegt inmitten der Wüste. Auch am Abhange der Cordilleren, da, wo die Erosion so grossartige Gewaltakte in Millionen Cañadas, Klüften und

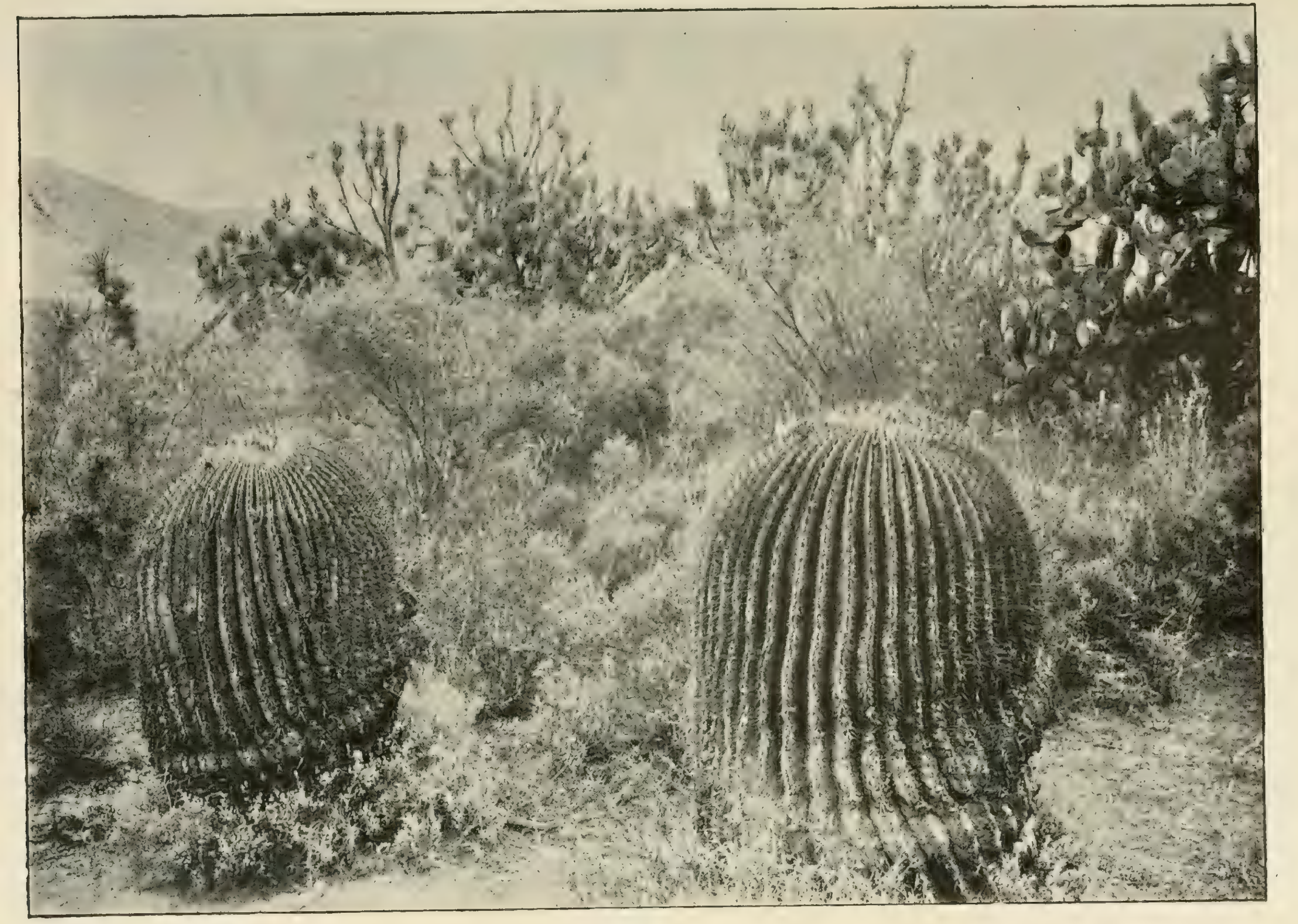


Fig. 387. Mexico: Echinocactus ingens; Opuntia (rechts); Yucca (im Hintergrund) etc. Nach einer Photographie des Herrn Prof. Dr. Stahl.



Fig. 388. Mexikanische Wüste bei Saltillo. Echinocereus conglomeratus (die beiden grossen Polster). (Nach einer Photographie des Herrn Prof. Dr. Stahl.)

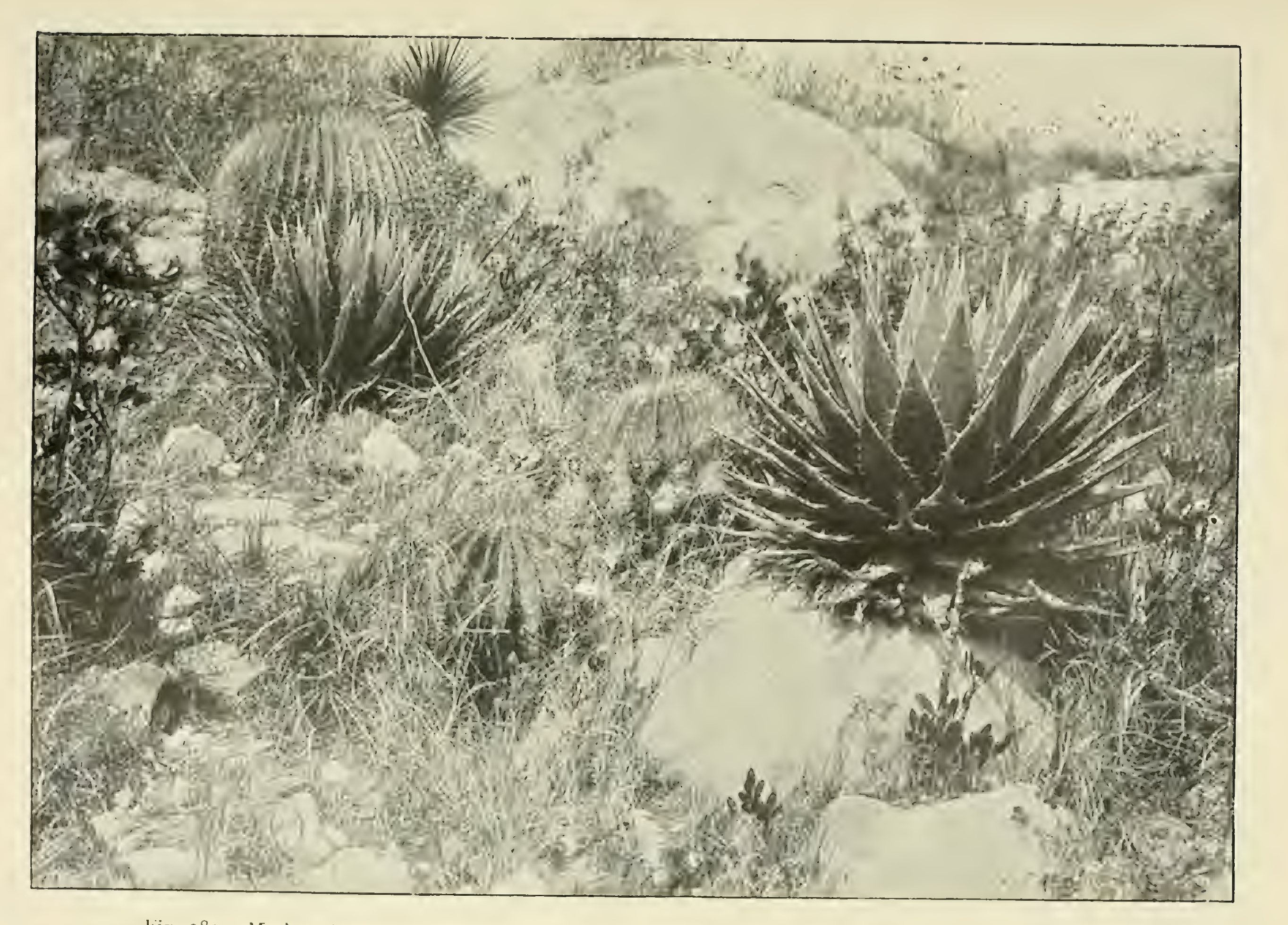


Fig. 389. Mexico: Agaven und Echinocactus ingens. Nach einer Photographie von Herrn Prof. Dr. Stahl.



Fig. 390. Mexiko: Yucca (baumartig), Echinocereus (rechts). Im Hintergrund: Opuntia, fruchtende Agave. San Geronimo bei Tehuacan.
Nach einer Photographie von Herrn Prof. Dr. E. Stahl.

Schluchten markirt hat, sucht man vergeblich nach beständigen Bei- und Zuflüssen. Erst während des Regens wird es lebendig in jenen Grüften. Dann sickert, springt und rauscht es überall. Sandkorn an Sandkorn wird fortgeführt, Gerölle rutschen und Schollen und Felsen stürzen. Aus den Tausenden von sprudelnden Zuflüssen werden zerstörende Bäche. Als reissende, mit Schutt und anderem Material beladene Flüsse brechen sie aus dem Schluchtenchaos hervor und sich in den hochgeschwollenen und weit über die Ufer getretenen Nauquerstrom stürzend, wälzen sie sich ungestüm und gewaltig weiter bis zum Meere. Doch ist die Wolke entladen, die Nebelhülle zerrissen und schaut die Sonne in die Tiefen, dann versiegen die Gewässer. Etwas später herrscht die frühere Ruhe. Nur Winde wehen darüber hin. Der Boden wird in kurzer Zeit trocken und bald grinst die Oede wieder so unheimlich wie zuvor. Aehnlich findet man es am Oberlaufe des Rio Colorado. Etwas anders ist es dagegen am Payen und längs der Sierra Roca. Doch gilt in Gegenden, wo die Erosion nichts Wunderbares zu gestalten vermochte, wo kein Wässerchen fliesst, keine Berge sind, das Gesagte ebenso von Steppen und Wüsten. Es bezeichnen mithin die Begriffe zerklüftetes und hügeliges Cordillerenabfallsland, Stromthäler, Steppen und Wüsten das geschilderte Territorium, dessen Ausdruck düster und wild ist.

Den terrestrischen und physikalischen Verhältnissen entspricht, wie gesagt, vortrefflich die Vegetation. Starr sind die wenigen Gräser, verholzt und meist klebrig oder behaart die Stauden; sparrig, struppig und dornig und durch auffallend geringe Blätterfülle anscheinend todt die meisten durchschnittlich 1—3 m hohen Sträucher. Das Ganze bildet mit einigen Ausnahmen ein Gemisch hoher und niedriger, ovaler, runder, langgestreckter oder noch anders geformter, dunkler, graugrüner, oder gelbgrüner, lichter (und dann schattenloser) oder dicht verwachsener Dornhaufen oder gestrüppartiger Holzgewächse auf hartem, grauem oder röthlichem Felsgeröll-, Grus- oder Sandboden, oder auf Dünen, wenn nicht eingeweht vom Flugsande, den die Stürme fast beständig mit sich führen. Es zeigt sich bald dicht, bald mit enormen Lücken. Hier stehen die Individuen einzeln, dort gruppenweise oder im Wettkampfe mit anderen, je nachdem der magere Boden sie nährt und das Grundwasser ihnen Feuchtigkeit nach oben spendet. Eine Strauchart steigt kräftig, freilich auch mit dem Ausdrucke verkümmerter Existenzen, empor, eine andere kriecht, eine dritte ist zu Boden gedrückt, eine vierte zur Zwergform gepresst, eine fünfte straucht sich zu Polstern u. s. f. Die meisten Gesträuche sind dicht-, kurz-, aufrecht- und oft krumm verzweigt und ruthig, struppig, dornig, auch knorrig oder sonstwie verkrüppelt. Nicht selten findet man die älteren Zweige abgestorben. Schwarzbraun, graugrün oder gelbgrün und meist rauh beobachtet man die stark verkorkte Rinde; ferner ist sie hier Wachs absondernd, dort mit harziger oder gummiartiger Sekretion versehen. Die Blätter präsentiren sich durchschnittlich als winzig und abfällig, zuweilen wie bei Fabiana Hieronymi Ndzln., als Schuppen, bei Salzsträuchern als fleischig, bei anderen Büschen als lederartig, hart und bedornt, bei noch anderen mitunter zu Dornen umgebildet oder prismatisch zu Nadeln geformt, und während die Blätter bei den Mimosen und anderen Familien periodisch wiederkehren, fehlen sie bei

Monthea aphylla, Cassia aphylla und einigen anderen Sträuchern. Von den Blüthen zeichnen sich nur wenige durch Schönheit, Wohlgeruch oder Grösse aus.“ [1])

Auswahl der Literatur.

1. Afrikanische und asiatische Wüsten.

de Bary, Erw. Ueber den Vegetationscharakter von Aîr. Zeitschr. d. Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin. Bd. XIII. 1878.

Bolus, H. Grundzüge der Flora von Südafrika. Aus dem Englischen von O. Kersten. Leipzig 1888.

Brandis, D. Regen und Wald in Indien. Meteorolog. Zeitschrift. 1887.

Bunge, A. v. Planzengeographische Betrachtungen über die Familie der Chenopodiaceen in Mém. de l'Acad. imp. des sciences de St. Pétersbourg. VII[e] sér. Bd. XXVII.

Dove, K. Das Klima des aussertropischen Südafrika. Göttingen 1888.

Herder, v. Referat in Engler's Botan. Jahrb. Bd. X.

Marloth, R. Die Naras, Acanthosycios horrida Welw. var. namaquana. Engler's Botanische Jahrbücher. Bd. IX. 1888.

Martins, Ch. Von Spitzbergen zur Sahara. 2 Bde. Jena 1868.

Maury, P. Anatomie comparée de quelques espèces caractéristiques du Sahara algérien. Assoc. française pour l'avanc. des sciences, Congrès de Toulouse, 1887. (Ref. in Journal de botanique Bd. II. Rev. bibliog. S. 101.)

Prschewalski, N. M. I. Von Kiachta nach Peking. Petermann's Mittheil. 1872.

— II. Reisen in Tibet und am oberen Laufe des Gelben Flusses. Deutsch von Stein-Nordheim. Jena 1884.

Radde, G. Vorläufiger Bericht über die Expedition nach Transkaspien und Nord-Chorassan in 1886. Petermann's Mittheilungen 1886.

Schenck, A. Das deutsche südwestafrikanische Schutzgebiet. Verhandl. der Gesellsch. für Erdkunde zu Berlin. 1889.

— Gebirgsbau und Bodengestaltung von Deutsch-Südwest-Afrika. Verhandl. des X. deutschen Geographentags in Stuttgart. 1893. Berlin 1893.

Schinz, H. Deutsch-Südwestafrika. Oldenburg u. Leipzig 1884—1887.

— Die deutsche Interessensphäre in Südwest-Afrika. Fernschau, Bd. IV. Aarau 1890.

Scott-Elliot, Z. F. Notes in the regional distribution of the Cape Flora. Transactions of the botanical society. Vol. XVIII. Edinburgh 1891.

Stapf, Otto. Der Landschaftscharakter der persischen Steppen und Wüsten. Oesterr.-Ungarische Revue 1888.

Volkens, G. I. Zur Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Sitzb. der Königl. Akad. zu Berlin.

[1]) Niederlein l. c. S. 88—90.

Volkens, G. II. Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen. Berlin 1887.
— III. Chenopodiaceae in: Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. III. 1 a.
— IV. Der Kilimandscharo. 1898.

2. Amerikanische Wüsten.

Coville, F. Vern. Botany of the Death Valley Expedition. Contributions from the U. S. national herbarium. Vol. IV. 1893.
Hitchcock, A. S. Ecological plant geography of Kansas. Transactions of the Academy of science of St. Louis. Vol. VIII. 1898.
Lorentz, P. G. Vegetationsverhältnisse der argentinischen Republik. Buenos-Aires 1876.
Mulford, A. Isab. A study of the Agaves of the United States. Missouri Botanical Garden. 7th Rep. 1896.
Niederlein, G. Einige wissenschaftliche Resultate einer argentinischen Expedition nach dem Rio Negro (Patagonien). Zeitschr. der Ges. für Erdkunde. 1881.
Pound, R., and Fred. E. Clements. The phytogeography of Nebraska. I. General survey. Lincoln, Nebr., 1898.
vom Rath, G. Arizona, das alte Land der Indianer. 2. Aufl. 1888.

X. Edaphische Wirkungen in den temperirten Zonen.

1. Allgemeines. 2. Die temperirten Strandformationen. Strandsümpfe, Strandwiesen, Dünen. **3. Die Heide.** Calluna vulgaris. Existenzbedingungen. Begleitpflanzen. **4. Die Moore.** Wiesenmoore und Torfmoore. Das Torfmoos, Sphagnum. Bedingungen der Ernährung. Fleischfressende Pflanzen der amerikanischen Moore.

1. Allgemeines.

An den verschiedensten Stellen wurde, in diesem Abschnitt, auf die Rolle des Bodens in der Oekologie und Zusammensetzung der Formationen hingewiesen. Es sei erinnert an die Kiefernwaldungen, welche auf durchlässigem Boden Laubwälder ersetzen, an die Sumpfwälder, welche in Nordamerika schlecht drainirten, nassen Boden überziehen (Fig. 48 u. 391), an die zunehmende Ueppigkeit aller Waldformationen in der Nähe der Flüsse und Seen, wo durch Infiltration der Wassergehalt des Bodens erhöht wird. Die Zunahme des Grundwassers wirkt in noch auffallenderer Weise in den Grasflurgebieten, wo sie das Auftreten von Galleriewäldern längs der Flüsse und von Waldparcellen in Vertiefungen des Bodens bedingt und in den Wüsten, wo sie ein oft üppiges Vegetationsbild hervorzaubert. Endlich wurde die maassgebende Bedeutung edaphischer Einflüsse in den Uebergangsgebieten betont, wo beispielsweise, kleine Unterschiede der Bodenbeschaffenheit für das Auftreten von Gehölz oder Grasflur, oder von Grasflur, bezw. Gehölz und Wüste maassgebend werden können.

In den soeben erwähnten Fällen stehen Klima und Boden derartig in Wechselwirkung, dass eine getrennte Behandlung der Factoren beider Gruppen widernatürlich und verwirrend gewesen wäre. Anders verhält es sich mit den edaphischen Formationen von scharf begrenztem lokalem Auftreten, deren Charakter im Gehölz- und Grasflur-

klima, zum Theil sogar im Wüstenklima, im Wesentlichen der gleiche bleibt und welche selbständige Erscheinungen in den verschiedenen

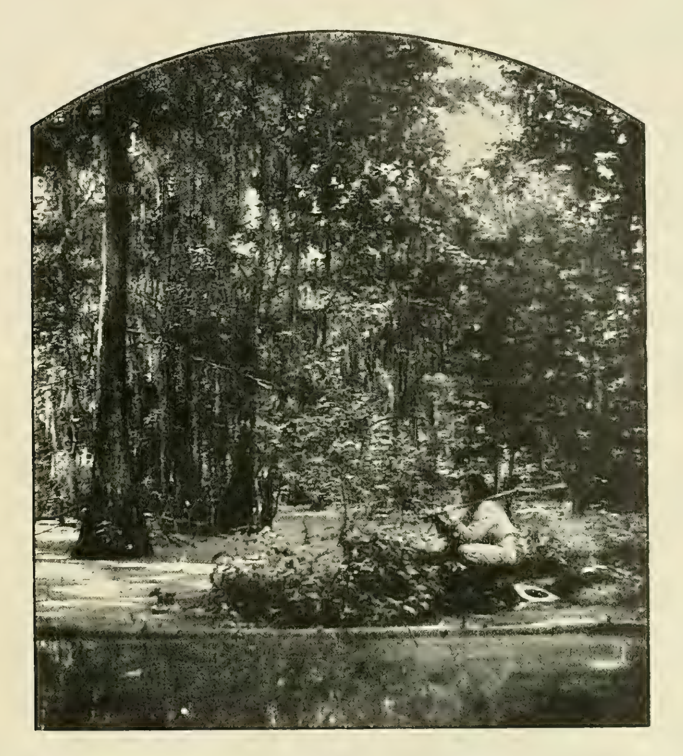


Fig. 391. Waldsumpf in Louisiana. Baumstämme unterwärts erbreitert. Die Aeste mit Tillandsia usneoides behangen. Nach einer Photographie.



Fig. 392. Raoulia Haastii Hook. f., im trockenen steinigen Flussbett des Craigieburn River. Neu-Seeland (S. Insel). Nach einer Photographie des Herrn L. Cockayne.

Gebieten darstellen. Dahin gehören u. a. die Sand- und Kieselformationen in und an den Flussbetten. Da dieselben in allen Klimaten wesentlich die gleiche Oekologie besitzen und die letztere bereits früher besprochen worden ist, so soll auf diese Gruppe von Formationen nicht mehr zurückgekommen werden. Bloss sei noch erwähnt, dass die für die kühleren Gebiete der südlichen temperirten Zone charakteristischen niedrigen Polstergewächse, namentlich die Raoulia-Arten Neu-Seeland's, sehr häufig auf den trockenen Kiesbetten von Wasserläufen auftreten (Fig. 392).

Charakteristischer sind die Formationen des Meeresstrandes, welche in wesentlichen Punkten von denjenigen der Tropen abweichen, namentlich aber die Heiden und Moore, welche in den tropischen Klimaten fehlen.

2. Temperirte Strandformationen.

Die Küsten der temperirten Meere bieten den Pflanzen ganz ähnliche Standorte wie in den Tropen: Felsige, sandige, thonige Ufer, stets trockene und zur Fluthzeit überschwemmte Flächen. Hingegen ist der den verschiedenen Standorten entsprechende Vegetationstypus weit weniger verschiedenartig, indem zusammenhängende Gehölze, namentlich die in den Tropen so verbreiteten Mangroven, in Folge der starken winterlichen Winde fehlen, und die Holzpflanzen in der Regel auf niedrige zerstreut wachsende Sträucher beschränkt sind.

Der zur Fluthzeit überschwemmte Thon oder thonige Lehm, der in den Tropen das Substrat der meisten Mangroven darstellt, ist an temperirten Küsten nur in Aestuarien und an Lagunen bewachsen. In Mittel- und Nordamerika ist der erste Ansiedler solcher Strandsümpfe Salicornia herbacea (Fig. 394a), ein blattloses, succulentes Kraut, dessen ausgeprägt xerophile Structur dem hohen Salzgehalt des Substrats entspricht. Am Mittelmeer treten an derartigen Standorten andere strauchige Salicornia-Arten auf (S. fruticosa, macrostachya, sarmentosa). An südeuropäischen Küsten ist der Schlammboden im Bereich der Fluth oft von einem Gras, Spartina stricta, überzogen. Diese Pflanzen stehen zur Fluthzeit unter Wasser. Auf etwas höherem, der Ueberschwemmung weniger ausgesetztem Boden zeigen sich zahlreichere Pflanzen, in Nord-Europa z. B. Statice Limonium, Aster Tripolium, Obione pedunculata, Chenopodina maritima, Cochlearia anglica, Juncus Gerardi etc. In Süd-Europa treten ebenfalls Arten von Statice, Obione und Aster mit den Salicornien auf, aber zum Theil in anderen Arten und mit ihnen Suaeda maritima, Inula crithmoides etc. Merkwürdig erscheint das Vorkommen der stattlichen Phelipaea tinctoria als Schmarotzer der Chenopodiaceen auf salzigem Schlammboden. Die meisten Arten sind succulent.



Fig. 393. Florida: Doppelte Dünenreihe bei Daytona. Auf der äusseren Düne ist Uniola paniculata vorherrschend, auf der inneren Sabal serrulata. In der Ferne Sabal Palmetto. Nach einer Photographie des Herrn Webber.

Noch höher gelegener Thonboden ist von Strandwiesen eingenommen, welche sich von den benachbarten Wiesen des Binnenlands durch ihren floristischen Charakter und durch die mehr xerophile Structur ihrer Gewächse unterscheiden. Vorherrschend ist Festuca thalassica; mit ihr zusammen wachsen an den nördlichen europäischen Küsten: Festuca distans, Triglochin maritimum, Samolus Valerandi, Glaux maritima, Trifolium fragiferum etc. Ganz allmählich gehen solche Wiesen in die nicht salzigen des Binnenlands über.

Der sandige Strand ist, wie in den Tropen, erst oberhalb der Fluthlinie bewachsen. Da zeigen sich in Nordeuropa zuerst Salsola Kali,



Fig. 394. Steinige und felsige Küstenpartie am Schwarzen Meere. Pinus maritima. Nach einer Photographie des Herrn Prof. Kusnezow.

Cakile maritima, Honkenya peploides, Agropyrum junceum. Gewöhnlich erheben sich hinter dem Strande Dünen, deren äusserste Reihen schwach bewachsen sind, während die Wiesen eine mit der Entfernung vom Meere mehr zunehmende Dichtigkeit und Mannigfaltigkeit ihrer Vegetation zeigen. Die ersten oder doch die vorherrschenden unter den ersten Ansiedlern sind Psamma arenaria (Ammophila arenaria, der Helm) und Elymus arenarius (der blaue Helm), deren kriechende und reich verzweigte Rhizome den Dünensand auffangen und befestigen und welche um so üppiger wachsen, je stärker die Düne fortwährend aufstaubt.[1])

---

[1]) Buchenau, S. 252.

In ihrer Gesellschaft wächst bereits auf den äussersten Dünen das stattliche Eryngium maritimum, Glaucium flavum etc., sowie die Pflanzen des flachen sandigen Strandes. Auf älteren Dünen zeigen sich an der Nordsee Hippophae rhamnoides, Salix repens, Rosen, Brombeeren und zahlreiche Kräuter von nichthalophilen Eigenschaften.

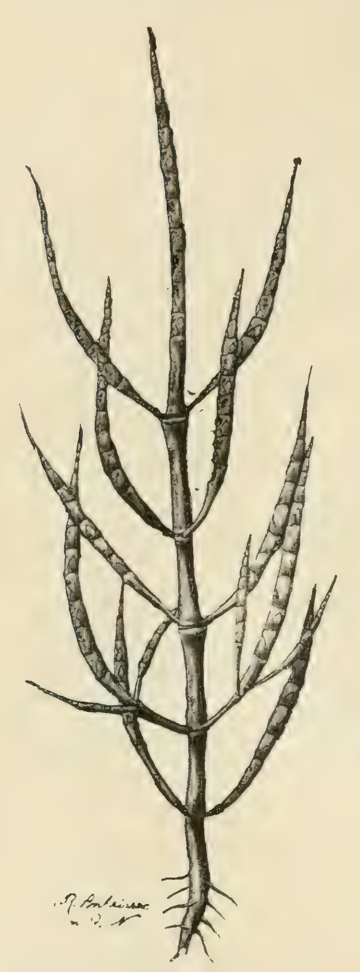


Fig. 394a. Salicornia herbacea, eine halophyle unbelaubte Fettpflanze.

Die südeuropäischen Dünen zeigen ganz ähnliche Unterschiede der äusseren und inneren Reihen. Auf den ersteren zeigt sich wiederum und in der gleichen Rolle wie im Norden Psamma arenaria. Die dieselbe begleitenden Gewächse sind theilweise die gleichen wie an nördlichen Küsten (Eryngium maritimum, Honkenya peploides, Agropyrum junceum, Cakile maritima, Salsola Kali, Calystegia Soldanella), theils sind sie südlichen Arten angehörig (in Portugal: Artemisia crithmifolia, Crucianella maritima, Euphorbia Paralias, Scrophularia frutescens, Diotis maritima, Pancratium maritimum).

Als sandbindende erste Bewohner der Dünen in der Camargue erwähnen Flahault und Combres: Juncus maritimus, Cynodon Dactylon, Scirpus Holoschoenus, Eryngium maritimum, Agropyrum junceum, A. acutum, A. campestre, Ephedra distachya, Ammophila arenaria, Echinophora spinosa, Clematis Flammula, Schoenus nigricans, Juncus acutus, Saccharum cylindricum, Juniperus phoenicea, Medicago marina, Anthemis maritima, Teucrium Polium, Artemisia campestris, Helichrysum Stoechas.

Die felsigen Klippen besitzen eine weniger ausgeprägt halophytische Flora als der sandige und namentlich als der sumpfige Strand und ihre Vegetation schliesst sich ökologisch derjenigen der Felsformationen überhaupt an.

Schilderungen der Strandformationen liegen nur für die europäischen Küsten vor. Unsere Figur 393 aus Florida und 396 aus Neu-Seeland zeigen, daß die dortige Dünenvegetation sich bei ungleicher floristischer Zusammensetzung ökologisch der europäischen nähert.

3. Die Heide.[1]

Die Heide ist nur im kalttemperirten Europa, namentlich im Westen und Nordwesten, in typischer Form und großer Ausdehnung vertreten. Sie ist durch das gesellige Auftreten der Calluna vulgaris bedingt, deren Vorkommen mit Ausnahme einiger weniger Standorte in Nordamerika, auf Europa beschränkt ist und da auch nur in Gebieten des Seeklimas eine wesentliche Bedeutung erlangt. Andere Ericaceen treten z. Th. als Nebenbestandtheile der Heide auf; sie bilden aber keine selbständige Heideformation.



Fig. 395. Düne auf der Insel Fanö (Nordsee). Rechts: Elymus arenarius, links: Psamma arenaria. Nach Warming.

Calluna vulgaris, das Heidekraut, bildet sowohl auf sandigen, wie auf moorigen Standorten, wenn dieselben sehr kalkarm sind, auf weite Strecken den Hauptbestandtheil der Vegetation. Der Sandboden, auf welchem sich Calluna angesiedelt hat, erhält bald einen Ueberzug von saurem Heidetorf, so dass der chemische Unterschied beider Substrate nicht groß bleibt. Der Moorboden ist wohl physikalisch nässer als der sandige Heideboden, aber die freien Humussäuren machen ihn physiologisch trocken. Torf und Sand sind sehr arm an mineralischen

[1]) Vgl. namentlich Gräbner l. c.

Nährstoffen, und dieser Umstand kommt der Calluna zu Gute, indem deren Wurzeln nur in überaus verdünnten Nährlösungen fortkommen,[1]) während die meisten anderen Gewächse höhere Ansprüche machen. Die gleiche Eigenschaft kommt noch anderen Ericaceen zu, welche daher, theils an trockneren, theils an feuchteren Standorten das gemeine Heidekraut begleiten (z. B. Arctostaphylos uva ursi, Erica tetralix und im Westen Erica cinerea, Vaccinium Vitis idaea, uliginosum, Myrtillus). Aber auch kleine Bäume, Sträucher und Kräuter aus anderen Familien treten als Nebenbestandtheile der Heide auf, z. B. Juniperus vulgaris, Sarothamnus scoparius, Genista pilosa, germanica, tinctoria, Cytisus sagittalis, Betula alba, Salix aurita, repens, Aira flexuosa, Molinia coerulea u. a. Gräser etc. Alle diese Gewächse kommen ausserdem noch an anderen Standorten, theils auf trockenem, sterilem Boden, theils auf saurem Humus, in Mooren und dünnen Waldungen vor.

Das Vorherrschen des immergrünen Heidekrauts verleiht der Heide einige Aehnlichkeit mit den dürftigsten Hartlaubformationen der winterfeuchten wärmeren Gebiete. Eine gewisse klimatische Analogie ist wohl vorhanden; wie die Hartlaubgehölze ist die Heide an feuchte Winter gebunden und gedeiht nur gut, wo auch im Sommer die Luft feucht ist. Die Unterschiede sind jedoch überwiegend. Die Hartlaubgehölze bilden ausgeprägt klimatische Formationen, welche die von ihnen bewohnten Gebiete beherrschen und eine weitgehende Unabhängigkeit vom Boden zeigen, während die Heide an Sand und Torf gebunden ist. Ferner sind die Hartlaubgehölze beinahe ausschliesslich aus immergrünen Arten zusammengesetzt und letztere gehören den verschiedensten systematischen Typen, auch solchen an, die in anderen Klimaten periodisch kahl sind. Bei ihnen ist der immergrüne Charakter offenbar eine klimatische Anpassung. Die Heide hingegen enthält zahlreiche winterkahle Formen und die immergrünen gehören systematischen Typen an (Ericaceen, Coniferen), bei welchen der immergrüne Charakter erblich ist und sich bei den meisten Arten unter den verschiedenartigsten klimatischen Bedingungen, auch mitten unter der laubabwerfenden Vegetation, erhalten hat. Das immergrüne Laub stellt nicht eine Anpassung an die Existenzbedingungen in der Heide dar, sondern ein morphologisches Merkmal einiger der die Heide bewohnenden Pflanzenarten, namentlich der Calluna, und beherrscht nur wegen des Ueberwiegens der letztgenannten Pflanze die ganze Formation.

4. Die Moore.

Reiche Bildung von Torf auf nassem Boden führt zur Entstehung der Moore, welche namentlich in kühlen und feuchten Gebieten der

[1]) Nach Gräbner.

kalttemperirten Gürtel grosse Verbreitung besitzen. In den wärmeren Gürteln kommt es, wegen der rascheren Zersetzung der Pflanzensubstanz, weniger oft zur Bildung mächtiger Torflager.

Die Moore besitzen eine sehr ungleiche Vegetation, je nachdem ihre mineralische Unterlage kalkarm oder kalkreich ist. Sie werden im ersten Falle Hochmoore, im letzteren Wiesenmoore genannt. Das Wasser der Hochmoore ist kaffeebraun und reich an organischen Stoffen, indem es neben freien Humussäuren, auch humussaure Alkalien in Lösung enthält; letztere treten im Wasser der Wiesenmoore zurück, indem die Humussäuren unlösliche Verbindungen mit Kalk bilden. Die Unterschiede der Flora hängen zum grossen Theile mit der ungleichen Menge des Kalkes in Hoch- und Wiesenmooren zusammen; jedoch kommt auch der ungleichen chemischen Zusammensetzung der Humusstoffe, allem Anscheine nach, eine nicht unwichtige Bedeutung in dieser Hinsicht zu. Viele sonst bodenvage Pflanzen nämlich, die auf Wiesenmooren gut gedeihen, gehen den Hochmooren vollständig ab, indem sie von den letzteren wahrscheinlich durch die grosse Menge gelöster Humussalze ferngehalten werden.

So kommen nach Sendtner 33 Phanerogamen, die an anderen Standorten bodenvag sind, in Bayern auf Wiesenmooren, aber nicht auf Hochmooren vor, dagegen nur 4 auf Hochmooren, die nicht der Wiesenmoorflora angehören.

Der ausgezeichnete Kenner der bairischen Moore, Sendtner, schildert den ungleichen Charakter der Vegetation der Hoch- und Wiesenmoore seiner Heimath treffend in folgender Weise:

„Der Unterschied der Vegetation ist gross genug, um dem landschaftlichen Gemälde des Ganzen schon in einiger Entfernung einen veränderten Ausdruck zu geben. Die rothe Sphagnumdecke, grösstentheils von dichten, oft kaum 1′ hohen Wäldern der Filzkoppe (Pinus montana var. uncinata) überragt, charakterisirt nicht minder als Einzelheiten die Hochmoore, während die Wiesenmoore weite, nach den Jahreszeiten verschieden grüne Wiesenstrecken repräsentiren, denen als verkrüppelt baumartiges Gewächs die Waldföhre (Pinus silvestris) eine von der Legföhre sehr verschiedene Ausstatttung gewährt.“[1])

Die Charakterpflanze der Hochmoore ist das Torfmoos, Sphagnum (Fig. 397), in Deutschland und in der Schweiz namentlich Sphagnum cymbifolium, dessen schwammartige, wasseraufsaugende Polster allmählich in die Höhe wachsen, während ihre unteren Theile in Torf, sogenannten Moostorf übergehen. Dieses Aufwachsen verursacht, dass das Moor sich allmählich über das Niveau des Grundwassers erhebt, namentlich in der Mitte, da sie dem älteren Theil des Moors entspricht. Die allerdings schwache Convexität der Sphagnummoore, — das Centrum kann

---

[1]) l. c. S. 626.

bis 4 m höher liegen als der Rand, — hat zu ihrer Bezeichnung als Hochmoore geführt. Vermöge der wasseraufsaugenden Kraft der Sphagnumpolster bleiben auch die höchst gelegenen Theile des Moors dauernd von Wasser durchtränkt.

Die Wasseraufsaugung durch die Sphagnen findet theilweise durch Vermittelung capillarer Zellräume, theils äusserlich in den groben Capillaren zwischen den Blättern statt (Fig. 398); der erstere Modus ist bei den häufigsten der Hochmoorsphagna der normale und durch das sehr vollkommene Capillarsystem innerhalb der Achsen und Blätter zu grosser Wirksamkeit gebracht.



Fig. 396. Strandvegetation Neu-Seeland's (S. Insel). Dünen bei New-Brighton. Rechts: Coprosma acerosa A. Cunn., links: Cassinia fulvida Hook. f., auf der Düne Demoschoenus spiralis Hook. f. Nach einer Photographie von Herrn Cockayne.

Die Stengelrinde und die Blätter bestehen bei allen Sphagnen aus zweierlei Elementen, nämlich chlorophyllhaltigen Zellen und plasmaleeren Zellräumen. Letztere, welche, ähnlich wie die Tracheen höherer Pflanzen, mit faserigen Verdickungen ausgesteift zu sein pflegen, stehen mit einander und mit der Umgebung durch runde Oeffnungen in ununterbrochener Communication und stellen ein System continuirlicher Capillarröhren dar, durch welches das aus dem Medium geschöpfte Wasser rasch den entferntesten Theilen der Pflanze zugeführt wird.

Bei Sphagnum cymbifolium und seinen Verwandten sind die oberflächlichen Zellen der Rinde mit zahlreichen nach aussen mündenden Poren

versehen und unten auch durch grössere Oeffnungen verbunden als bei anderen Arten, wo die hyalinen Zellräume mehr zur Aufspeicherung als zur Fortleitung des Wassers dienen. Die Wasserbewegung findet bei Sph. cymbifolium, nach Oltmanns, theils, und zwar vornehmlich, in der Stengelrinde, theils durch die Blätter statt, deren capillare Zwischenräume den Uebertritt des Wassers aus dem unteren zum oberen Blatt vermitteln. Bei anderen Sphagnum-Arten kommt die grobe Saugung in den äusseren Capillaren mehr zur Geltung.

Aehnliche Blattstructur und Wasserbewegung wie bei Sph. cymbifolium, letztere jedoch nur in den Blättern, zeigt sich bei dem systematisch entfernten, aber in der Lebensweise übereinstimmenden Leucobryum glaucum, ebenfalls einem häufigen Moose der Torfmoore, wieder. Dasselbe ist jedoch nicht auf letztere beschränkt, sondern zeigt sich noch an anderen nassen kalkfreien Standorten.

Im Uebrigen setzt sich die Flora der Hochmoore theils aus Pflanzenarten zusammen, die auch an torffreien, trockenen Standorten vorkommen, wie bei uns Calluna vulgaris, Vaccinium vitis idaea, Betula pubescens etc., theils aus solchen, die zwar an Torfboden gebunden sind, aber auch auf Wiesenmooren vorkommen, wie Drosera rotundifolia und longifolia, Polygala uliginosa, Comarum palustre, Pedicularis palustris, Salix repens, die Eriophorum-Arten, viele Carices, theils aus Arten oder Varietäten, die für das Hochmoor charakteristisch sind, wie Pinus montana var. uncinata, Drosera obovata und intermedia, Viola palustris, Vaccinium Oxycoccos, Andromeda polifolia, Betula nana, Rhynchospora alba etc.

Die Vegetation der Wiesenmoore weist eine grössere Anzahl Pflanzenarten auf, die auch an anderen Standorten vorkommen, als die Hochmoore, was wohl auf ihren geringeren Reichthum an gelösten organischen Stoffen und ihren grösseren Reichthum an Mineralstoffen zurückzuführen ist. Doch besitzt das Wiesenmoor auch seine charakteristischen Arten, so in Baiern, nach Sendtner: Epilobium palustre und tetragonum, Senecio aquaticus und paludosus, Gentiana Pneumonanthe, Gratiola officinalis, Juncus conglomeratus, Rhynchospora fusca, mehrere Carices etc.

In wie fern die charakteristischen Pflanzen der Moore der organischen Bestandtheile des saueren Humus bedürfen oder nur deswegen auf dieselben beschränkt sind, weil sie, ähnlich den Halophyten, dieselben ertragen und bei der geringeren Concurrenz anderer Arten sich zu behaupten vermögen, ist für manche derselben noch eine offene Frage. Doch vermögen nachweisbar mehrere typische Moorpflanzen, namentlich solche des Wiesenmoors, in Cultur auch auf gewöhnlichem Boden zu gedeihen, wie z. B. Gratiola, die Epilobien etc.

Dass eine Verwendung des Humus für die Ernährung gewisser Arten der Moorflora stattfindet, geht mit grosser Wahrscheinlichkeit daraus hervor, dass bei vielen derselben (Ericaceen, Empetrum, Orchideen) die endotrophische Mycorhiza nachgewiesen worden ist. Doch scheint auch für die Pilze die Assimilation des Humus im Moor-

boden weit schwieriger zu sein als diejenige des milden Humus, indem die auf letzterem so massenhaft auftretenden stattlichen, chlorophyllfreien saprophytischen Pilze den Mooren gänzlich fehlen.

Noch in anderer Hinsicht bieten die Moore, namentlich die mächtigen Hochmoore, dem Pflanzenleben ungünstige Bedingungen, nämlich in ihrer Armuth an Mineralstoffen, bedingt durch die grosse Entfernung der Pflanzendecke von der mineralischen Unterlage und durch die absorbirende Wirkung des Humus, die ein Aufsaugen der gelösten Salze erschwert oder unmöglich macht. In der erdigen Humusschicht, welche die Hochmoore in einer Mächtigkeit von 2—3,5 Fuss überzieht, ist das Verhältniss der organischen Be-



Fig. 397. Sphagnum fimbriatum. Zweig in natürl. Grösse. Nach W. P. Schimper.

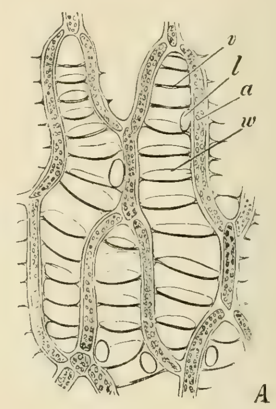


Fig. 398. Sphagnum cymbifolium. *a* Chlorophyllhaltige Zellen. *w* Wasserzelle mit Verdickungsleisten und Löchern. L. von der Fläche. L. d. B.

standtheile zu den anorganischen ungefähr 5:2, während es in guter humöser Erde auf etwa 1:2 herabsinkt. Die Torflager der Wiesenmoore sind weit weniger mächtig und weit reicher an Mineralstoffen als diejenigen der Hochmoore, deren Mächtigkeit in der Mitte 30 Fuss betragen kann.

Auch in Bezug auf den Gehalt an assimilirbaren Stickstoffsubstanzen gehören die Moore, namentlich die Hochmoore, zu den ärmsten Böden. Stickstoff ist zwar reichlich vorhanden, aber in der unzugänglichen Form humificirter Eiweisskörper. Nitrificirende Bacillen sind in Folge der Sauerstoffarmuth spärlich vorhanden, und der Bacillus der Leguminosenknöllchen gedeiht in Torfmooren nicht.

Die eben erwähnten Uebelstände sind bei manchen Moorpflanzen, namentlich solchen der amerikanischen Flora, bis zu einem gewissen Grade dadurch ausgeglichen, dass dieselben sich die kleine Thierwelt, als fleischfressende und fleischverdauende Pflanzen zu Nutzen machen. Die Moore stellen die Heimath der meisten dieser merkwürdigen Gewächse dar.

Bekannt ist auf unseren Mooren das Vorkommen der üppigen Rasen von Drosera, an Stellen, wo sonst keine oder nur eine kümmerliche Vegetation gedeiht. Auch Pinguicula vulgaris und Arten von Utricularia sind Bewohner der deutschen Moore. Indessen kommt die fleischfressende Flora unserer Moore neben derjenigen der nordamerikanischen gar nicht in Betracht. So sah ich auf den Hochmooren von Massachussets, ausser grossen Droseren, Sarracenia purpurea und die bodenbewohnende Utricularia cornuta,[1]) einen wesentlichen Theil der Vegetation bilden, und in Florida stattliche Insektenfresser, wie Pinguicula lutea, elatior und pumila, Sarracenia variolaris die Moorvegetation geradezu beherrschen. Ausserhalb der Moore bewohnen die fleischfressenden Pflanzen vorwiegend sterilen Sand, also ein Substrat, welches, wie der Torfboden, durch große Armut an Nährstoffen ausgezeichnet ist. So sah ich in Florida die kleine Utricularia subulata als einzigen Besiedler von Sandflächen, aus welchen ihre haardünnen blattlosen Schäfte hervorragten, während die im Boden verborgenen Blasen des Rhizomsystems beinahe die ganze Nahrungsaufnahme besorgten.

Dadurch, dass einige insektenfressende Pflanzen, z. B. Nepenthes-Arten, auf einem reicheren Substrat vorkommen, wird ihrer Bedeutung für die Flora steriler Böden kein Abbruch gethan. Uebrigens sah ich einen Nepenthes (N. melamphora?) in üppigen Exemplaren auf den sterilen Geröllen des Vulkans Goentoer auf Java.

Auswahl der Literatur.

1. Allgemeines.

Vergl. die Literaturübersicht S. 206.

2. Die temperirten Strandformationen.

Ascherson, P. Die Salzstellen der Mark Brandenburg. Zeitschr. d. deutsch. geolog. Gesellsch. XI. 1859.

Brick, C. Beiträge zur Biologie und vergleichenden Anatomie der baltischen Strandpflanzen. Schriften der naturf. Gesellsch. zu Danzig. 1888.

---

[1]) Schimper l. c. Da näheres über die Oekologie dieser Gewächse.

Buchenau, Fr. I. Flora der ostfriesischen Inseln. 1887.
— II. Vegetationsverhältnisse des Helms. Abh. d. naturw. Ver. in Bremen. Bd. IX. 1887.
— III. Die Pflanzenwelt der ostfriesischen Inseln. Ibid. S. A. s. d.
Contejean, Ch. Géographie botanique. 1881.
Daveau, J. La flore littorale du Portugal. Bullet. de l'herbier Boissier. Vol. IV. 1896.
Drude, O. Deutschlands Pflanzengeographie. Erster Theil. 1896.
Flahault, Ch., et P. Combres. Sur la flore de la Camargue et les alluvions du Rhône. Bullet. de la Soc. botanique de France. Tome 41. 1894.
Schimper, A. F. W. Die indo-malayische Strandflora. Jena 1891.
Schulz, A. Vegetationsverhältnisse der Umgebung von Halle. Mittheil. d. Vereins für Erdkunde. 1887.
Warming, E. I. Fra Vesterhavskystens Marskegne. Vidensk. Meddelelser naturh. Forening, Kjöbenhavn 1890.
— II. De psammofile Vegetationer in Danmark. Ibid. 1891.
— III. Exkursionen til Fanö og Blaavand i Juli 1893. Bot. Tidsskrift 1894.
Willkomm, M. Vegetation der Strand- und Steppengebiete der iberischen Halbinsel. 1852.

3. Die Heide.

Borggreve. Heide und Wald. Berlin 1889.
Drude, O. I. Ueber das gemischte Auftreten von Heide- und Wiesenvegetation. Flora. 1876.
— II. Deutschlands Pflanzengeographie. I. 1886. S. 331.
Focke, W. Ueber die Vegetation des nordwestdeutschen Tieflandes. Abh. d. naturw. Vereins in Bremen. 1871.
— Einige Bemerkungen über Wald und Heide. Abh. d. naturw. Vereins Bremen. Bd. III.
Graebner, P. Studien über die norddeutsche Heide. Engler's Botan. Jahrbücher Bd. XX. 1895.
Krause, E. H. L. Die Heide. Engler's Botan. Jahrbücher XIV. 1892.
Müller, P. E. Studien über die natürlichen Humusformen und deren Einwirkung auf Vegetation und Boden. Berlin 1887.

4. Die Moore.

Christ, H. Das Pflanzenleben der Schweiz. 1879.
Drude, O. Deutschlands Pflanzengeographie. I. 1886. S. 335.
Fischer-Benzon. Die Moore der Provinz Schleswig-Holstein. Abh. d. naturw. Ver. Hamburg. Bd. XI. 1891.
Grisebach, A. Ueber die Bildung des Torfes in den Emsmooren. Gesammelte Abhandlungen. Leipzig 1886.
Müller, P. E. Studien über die natürlichen Humusformen etc. Berlin 1887.
Schimper, W. P. Versuch einer Entwickelungsgeschichte der Torfmoore. 1885.
Sendtner, O. Vegetationsverhältnisse Südbayerns. 1854.
Weber, C. A. Ueber die Vegetation des Moores von Augstumal bei Heydekrug. Mitth. d. Vereins zur Förderung d. Moorcultur im deutschen Reiche. Bd. IX. 1894.

Dritter Abschnitt.

Die arktische Zone.

I. Das arktische Klima und seine Wirkungen auf Vegetation und Flora.

1. Charakteristik des polaren Klimas. Allgemeine Eigenschaften. Sommertemperaturen. Unterschied zwischen der Temperatur der Luft und derjenigen bestrahlter Gegenstände. Niederschläge. Klimatische Tabellen. **2. Wirkungen des arktischen Klimas auf das Pflanzenleben.** § 1. Uebersicht der klimatischen Factoren. — § 2. Vegetationszeit und periodische Erscheinungen. Lebensbedingungen der Pflanzen in der Arktis nach Kjellman. Erwachen der Vegetation aus dem Winterschlaf. Middendorff's Beobachtungen. Reifen der Früchte. — § 3. Wachsthum und Stoffwechsel der Vegetationsorgane. Zwerghafter Wuchs. Wachsthum bei dauernder und unterbrochener Beleuchtung. Assimilation im continuirlichen Sonnenlicht. Durch continuirliche Beleuchtung bedingte histologische Eigenthümlichkeiten. — § 4. Xerophile Structur der Vegetationsorgane. Xerophile Merkmale durch die Bodenkälte bedingt. Polsterform. — § 5. Reproductionsorgane. Grosser Blüthenreichthum. Relativ grosse Blüthendimensionen. — § 6. Angebliche Schutzmittel gegen Kälte. **3. Floristischer Charakter der arktischen Länder.** Grönland's Flora nach Warming. Spitzbergen's Flora nach Nathorst.

1. Charakteristik des arktischen Klimas.

Von den beiden polaren Kappen des Erdballs soll die eine, die südliche, jeder Vegetation entbehren. Diese Annahme wird vielleicht durch spätere Forschungen widerlegt werden. Jedenfalls entzieht sich zur Zeit das südliche Polargebiet der pflanzengeographischen Betrachtung. Die arktischen Polarländer tragen hingegen überall, soweit sie im Sommer eisfrei sind, noch jenseits der Baumgrenze eine artenarme und dürftige Pflanzendecke.

Die Baumgrenze bildet in ökologischer Hinsicht die natürliche Südgrenze des arktischen Vegetationsgebiets. Sie liegt bald nördlich, bald südlich des Polarkreises, ersteres in Europa und Asien, letzteres in Amerika, am nördlichsten an einzelnen Punkten Sibiriens, am südlichsten in Lebrador.

Temperatur und Beleuchtung bieten die Hauptmerkmale des Polarklimas, erstere in dem langen kalten Winter und dem kurzen kühlen Sommer, letztere in der langen Winternacht und dem langen Sommertag. Die winterliche Dunkelheit ist für das Pflanzenleben wenigstens auf dem Festland irrelevant. Auch den tiefen Wintertemperaturen kommt nicht eine so hervorragende Bedeutung zu, als ihnen z. B. noch Grisebach zuschrieb; sie sind im Allgemeinen nicht einmal so streng als an manchen Punkten der temperierten Zonen. Von größerer Bedeutung für das Pflanzenleben als die Temperaturminima ist die Armuth der Niederschläge im Winter, sind die heftigen Winde, welche die meist nicht sehr mächtige Schneeschicht zu Haufen zusammenwehen und weite Strecken bewachsenen Bodens rein fegen. Verhängnisvoll sind ausserdem für die Vegation während des Winters die Klarheit des Himmels und die zeitweise herrschende Trockenheit der Luft, welche so gross werden kann, dass auch bei der größten Kälte der Athem sich nicht verdichtet und der Tabak zu Staub zerfällt.

Der Winter setzt sich weit in die Frühjahrsmonate fort, so daß oft der März, im nordeuropäischen Polargebiet sogar noch der April, die grösste Kälte bringen kann. „Im Mai steigt die Temperatur rasch, und fast überall und stets ist der Juli der wärmste Monat, da im August die Sonnenstrahlung schon wieder rasch abnimmt“ (Hann).

Während des grössten Theiles der drei Sommermonate (Juni, Juli, August) ist die Sonne über dem Horizont ununterbrochen 65 Tag lang unter dem 70., 134 Tage lang unter dem 80. Breitegrad.

Die Sommertemperaturen sind in den verschiedenen Theilen des Polargebiets sehr ungleich, aber nicht so sehr von dem Breitegrade, als von der Vertheilung von Land und Wasser und von dem Vorhandensein oder Fehlen warmer Strömungen abhängig. Immerhin ist beinahe überall, auch während des wärmsten Monates, Juli, die Lufttemperatur eine niedrige. So beträgt sie in Ost-Grönland 3,8^{0} C., in Spitzbergen (Nordenskjöld) 4,6; an der Westküste von Nowaja Semlja 4,6; in Boothia, an der Nordspitze Amerika's 5,2; in Grinellland 2,8; in Godthaab an der Westküste Grönlands 6,6. Wärmer ist die Nordküste Asiens, wo das Maximum stellenweise erst im August eintritt, z. B. Tolstoj Noss (August) 8,8^{0}; Filipows-Koje (August) 10,7; Ussjansk (Juli) 13,4 (Hann und Woeikof).

Die tägliche Wärmeschwankung an 5 Orten zwischen dem 70^{0} und 75^{0} N. B. beträgt nach Hann: Mai 5,4^{0}; Juni 4,5; Juli 2,4; August 2,9.

Die Lufttemperatur, namentlich die mittlere, giebt allerdings noch weniger als in niederen Breiten eine Vorstellung von der Wärmemenge, die der Pflanzenwelt thatsächlich zur Verfügung steht. An jenem Pol, der sein Sommerhalbjahr hat, ist die Bestrahlung vor und nach der Sonnenwende, also durch 56 Tage, stärker als an irgend einem Punkte der Erde und während 84 Tagen grösser als die gleichzeitige am Aequator (Hann). Allerdings ist die Wärmeabsorption durch die Atmosphäre auf dem langen Wege zum Pole eine weit grössere als auf dem kürzeren zum Aequator; aber die Lufttemperatur wäre dennoch eine weit grössere, als sie thatsächlich ist, wenn die Sonnenwärme nicht zum grössten Theile zum Schmelzen der Eismassen Verwendung fände.

Der Temperaturunterschied zwischen der Luft und den direkt bestrahlten Gegenständen ist dementsprechend in den Polarländern weit grösser als in Gebieten, die während des Sommers frei von Schnee und Eis sind. Aus dem gleichen Grunde wird trockener Boden durch die Sonne stärker erwärmt als solcher, der in geringer Tiefe Grundeis enthält. Auch werden geneigte Bodenflächen stärker erwärmt als horizontale, wo das Schmelzwasser über dem ewigen Bodeneise stagnirt und immer wieder von unten gefriert (Hann). Endlich kommt bei geneigten Flächen auch die Stellung zum Horizont wesentlich in Betracht, indem der Boden bei günstiger Lage zum Sonnenlicht unter weniger schiefem Winkel oder gar senkrecht von demselben getroffen wird.

Folgende Angaben illustriren das über den Temperaturunterschied zwischen Luft und direkt bestrahlten Gegenständen Gesagte:

„Nach Kane's Beobachtungen an einem geschwärzten Thermometer (im Vacuum) in Rensselaerhafen (78 $^1/_2$ ^{0} N.) stieg die Temperatur in der Sonne vom 16. Mai bis zum 4. September stets über den Gefrierpunkt und erreichte selbst 21 ^{0} C. Die Luftwärme dagegen war nur von Mitte Juni bis Mitte August über 0. In der Assistancebai (74 $^1/_2$ ^{0} N.) beobachtete man, dass schon im März bei einer Lufttemperatur von —31 ^{0} bis —33 ^{0} C. der Schnee in der Sonne zum Schmelzen kam, wo er über Steinen oder in der Nähe des dunklen Schiffskörpers lag." (Hann, S. 745.)

Von der Vega-Expedition wurde auf dem Sandstrande bei Pittlekaj am 8. Juli um 10 Uhr die Lufttemperatur 1 m über dem Boden auf +6.8 ^{0} C., an der Oberfläche desselben auf +14.5 ^{0}, in 10 cm Tiefe auf +23 ^{0}, in 15 cm Tiefe auf +17 ^{0} C. festgestellt. (Kjellman.)

Auch Kihlman widmete dem Gegenstande in Russisch-Lappland seine Aufmerksamkeit: „Auf dem Tundraplateau bei Orlow beobachtete ich am 10. Mai um 1 Uhr Nachmittags, während der Schnee nur stellenweise geschmolzen war und das Thermometer im Schatten gleichzeitig +8 bis 9 ^{0} C. zeigte, folgende locale Erwärmungen. In einer horizontalen Flechten-Heide (Grundeis 5 cm, Schneewasser etwa 20 Schritte entfernt) war die Temperatur dicht am Boden +14 ^{0}; 1 dm von der Oberfläche, in gleicher Höhe mit den Astspitzen der Zwergbirke, 12 ^{0}; 5 dm von der Oberfläche 9 ^{0}. Ein 3 dm

hoher, mit Empetrum und Cladina bewachsener Torfhümpel zeigte an seiner steilen Südseite 24.5° (Grundeis 5 cm entfernt). Ein zweiter, 4 dm hoher, aber weniger steiler Hümpel hatte eine 30.2° warme Oberfläche (Grundeis dicht unter den Reisern). Eine ausgetrocknete Vertiefung des Bodens, von wasserreichen Hypna bekleidet, war 13.5° C. warm (Grundeis 4 cm entfernt). In der vorhergehenden Nacht war das Minima-Thermometer auf —4.3° gesunken, und in der folgenden sank es wieder auf +0.5°."[1])

Derselbe Forscher hat ausserdem instructive Beobachtungen über die Temperatur des Bodens unter einer Schneedecke angestellt: „Als bisher wenig oder gar nicht beachteter Factor bei der Verminderung der Schneedecke kommt nach meinen Beobachtungen noch eine untere Abschmelzung hinzu. An sonnigen Frühlingstagen sieht man nämlich oft längs dem Saume der Schneefelder die Unterfläche derselben von dem Boden durch eine deutliche, mitunter bis decimeterhohe Lufthöhle isolirt; ihre Breite nach innen beträgt nicht selten 2—3 Fuss . . . Bei Gegenständen, die über dem Boden emporragen, aber noch von dem Schnee vollständig bedeckt sind, ist Aehnliches wahrzunehmen. Sobald die zusammensinkende Schneebedeckung, z. B. oberhalb eines Steines, ein gewisses Maximum von Dicke, das jedenfalls nicht sehr beträchtlich sein kann, erreicht hat, beginnt eine Unterschmelzung, die zur Herstellung eines Hohlraums zwischen dem Steine und dem Schnee führt . . . Trotz der äusserst geringen Durchlässigkeit des Schnees für Wärme bleibt wohl eine durch Strahlenabsorption erfolgte Erwärmung der Oberfläche des im Schnee begrabenen Körpers die einzig mögliche Erklärung des Vorgangs. Er ist mit dem von den Gletschereinschlüssen hervorgerufenen Entstehen prismatischer Hohlräume im Eise ganz analog und auf dieselben Ursachen zurückzuführen. Eine Voraussetzung für das deutliche Hervortreten des Phänomens ist die vorhergehende, mehr oder weniger vollständige Umwandlung des Schnees in Firnschnee oder Firn . . . da wohl dem Firn, der in seinen physikalischen Eigenschaften zwischen Hochschnee und Eis steht, auch eine im Vergleich mit dem ersteren erhöhte Diathermaneität zukommt."[2])

„Eine direkte Bestätigung dieser Vermuthungen fand ich durch folgende Beobachtung. Am 11. Mai, einem sonnigen, warmen Tage, wurde Mittags am Rande einer Schneeansammlung auf einem schwach geneigten, südlichen Bergabsatz der 2—3 cm dicke Eissaum durchlöchert und durch das enge Loch ein Thermometer eingeschoben, so dass seine Kugel auf der aus filzig verbundenem Empetrum, Vaccinium und Cladina bestehenden Unterlage zu stehen kam. Das Eindringen warmer Luft von der Seite wurde so gut es gehen wollte durch vorgestellte Eisstücke verhindert; die Entfernung der Thermometerkugel von der Unterfläche des Eises betrug nur etwa 2 cm. Obgleich nun das Heruntersinken des kalten Schwelzwassers längs der Thermometerröhre nicht gänzlich vermieden werden konnte, hielt sich die Temperatur längere Zeit auf +7° C. Sobald die Eisscholle durch eine gleichdicke Schneeschicht verstärkt wurde, sank die Temperatur auf 3°, später auf +1° C. Unmittelbar in der Nähe, auf schneefreiem Boden, zeigte ein Thermometer, dessen Kugel zwischen den Reisern versteckt und vor direkter Besonnung

[1]) l. c. S. 31. [2]) l. c. S. 48.

geschützt wurde, + 20°. Die Temperatur der Luft, in gewöhnlicher Weise gemessen, war gleichzeitig + 7°." (S. 48—49.)

So günstige, durch direkte Bestrahlung hervorgerufene Bodentemperaturen sind von kurzer Dauer, indem die Wolken und namentlich die häufigen Nebel die Sonnenscheibe bald wieder verdecken. Ausserdem sind sie auf eine Oberflächenschicht von geringer Dicke beschränkt, unterhalb welcher, etwas tiefer, oder etwas weniger tief, je nach der horizontalen oder schiefen Lage des Bodens, bald der ewige Nullpunkt erreicht wird.

So berichtet Middendorff: „Auf dem unmittelbar von der Sonne beschienenen Boden sah ich wiederholt das Thermometer zu Anfang August bis über 24° R steigen, so dass es wohl den dreifachen Betrag der Lufttemperatur erreichen mag. Von der Oberfläche des Bodens bis in die Tiefe hinein nimmt aber die Temperatur so rasch ab, dass es in 2 Zoll Tiefe kaum halb so warm, in 4 Zoll Tiefe nochmals halb so warm ist, etwa nur + 3° R war, während auf 1′ bis 1½′ Tiefe der Boden steif gefroren bleibt und seine nähere Umgebung auf dem Gefrierpunkt erhält."[1]

Die Niederschläge sind während der Vegetationszeit gering (vgl. die Tabellen), aber sehr häufig. Von grosser Bedeutung für die nur aus seicht wurzelnden Pflanzen bestehende Vegetation dürften die häufigen, nassen Nebel sein. So sagt Martins von Spitzbergen: „Die Nebel halten fast beständig an und sind von einer Dichtigkeit, dass man die Gegenstände auf ein paar Schritt vor sich nicht erkennt; diese Nebel, feucht kalt und durchdringend, durchnässen oft wie Regen."[2]

In ähnlicher Weise spricht sich Kihlman über Russisch-Lappland aus: „Dichter, bisweilen wochenlang anhaltender Nebel, der alles durchnässt und zeitweise von feinem Staubregen kaum zu unterscheiden ist, ist für die Sommermonate der Küstengegenden geradezu charakteristisch."[3]

Hann erwähnt den Sommernebel in seiner allgemeinen Charakteristik des Polarklimas als eines häufigen „grossen Uebelstands."

Die folgenden Tabellen weisen in westöstlicher Richtung die klimatischen Verhältnisse an einzelnen Punkten der Nordpolarländer auf.

---

[1]) l. c. S. 666.

[2]) l. c. Bd. I, S. 83.

[3]) l. c. S. 40.

Tabelle I.

Fort Conger (Grinnell-Land). 81° 44′ N., 64° 45′ W., Meeresniveau
2 Jahre (1881—83).

	Temperatur (1881—82) Mittel	Extreme		Rel. Feuchtigkeit	Bewölkung	Windgeschwindigkeit	Niederschläge Menge	Tage	Klares Wetter Stunden
August . .	0.8	7.7	— 9.1	78	7.9	1.8	12	7.0	73
September .	— 11.7	— 1.1	— 23.6	84	6.3	1.9	9	10.5	196
October .	— 22.9	— 12.8	— 35.1	83	4.5	1.1	6	7.5	358
November .	— 31.4	— 19.4	— 41.7	—	2.7	0.5	5	4.5	470
December .	— 35.6	— 23.3	— 46.8	—	3.6	0.4	8	5.5	425
Januar . .	— 39.0	— 23.1	— 50.1	—	3.4	0.4	10	6.5	454
Februar .	— 43.6	— 23.3	— 52.3	—	2.8	0.3	3	4.5	426
März . .	— 34.4	— 21.7	— 43.8	—	4.9	0.8	11	11.5	286
April . .	— 22.6	— 10.1	— 41.2	—	3.5	1.1	4	6.0	415
Mai . .	— 8.1	2.1	— 17.2	79	6.0	1.7	10	9.5	176
Juni . .	0.6	11.7	— 10.7	79	6.6	2.5	5	5.0	140
Juli . . .	2.7	10.2	— 1.1	80	7.1	2.0	17	9.0	66
Jahr . .	— 20°.0	Maximum 82—83: 11.3	Minimum 82—83: — 49.2				100 mm	87.0	1080

Maximum der Sonnenstrahlung im Mai: im Mittel 21° 3. Absol. Maximum 51° 4 (Mai 83). Differenzen zwischen Schatten und Sonne plus 40—50°.

Meteor. Zeitschr. 1890, S. 17 u. f.

Tabelle II.

Godthaab (West-Grönland). 64° 11′ N., 51° 44′ W., 26.2 m ü. M.
Jahr 1882—83.

	Temperatur Mittel	Extreme		Windgeschwind. (m p. Sec.)	Bewölkung	Bodentemperat. (1 m)	Niederschläge Menge	Tage	Relative Feuchtigkeit
August . .	4.6	11.2	— 0.6	5.1	7.6	6.4	34	15	90
September .	2.7	9.0	— 2.2	7.5	8.0	4.6	230	25	86
October . .	— 3.0	6.8	— 7.3	6.8	6.0	1.6	18	7	78
November .	— 5.5	1.8	— 11.3	7.1	6.6	0.2	15	6	74
December .	— 7.5	6.1	— 14.4	6.5	6.4	— 0.3	8	5	76
Januar . .	— 9.7	7.4	— 20.0	7.8	7.0	— 0.7	3	7	81
Februar . .	— 15.5	2.0	— 24.2	9.4	8.5	— 1.3	40	10	93
März . . .	— 6.0	11.2	— 23.4	9.1	8.4	— 0.5	69	17	85
April . . .	— 5.6	5.3	— 13.0	6.9	7.5	— 0.1	12	9	84
Mai . . .	0.1	7.1	— 3.7	6.2	7.0	0.2	33	6	88
Juni . . .	2.7	14.1	— 1.9	7.1	8.2	0.3	201	17	87
Juli . . .	6.3	14.9	2.3	6.2	7.8	4.8	187	17	89
Jahr . . .							835 mm	134	

Meteor. Zeitschr. 1890, S. 143.

Tabelle III.

Sabine-Insel (Ost-Grönland). 74° 32′ N., 18° 49′ W.

	Temperatur Mittel	Extreme		Tägl. Ampl.	Bewölkung	Windstärke (1—12)	Stunden-Niederschlag
December	— 19.3	— 2.9	— 27.8	0.5	6.3	4.1	71
Januar	— 22.0	— 7.3	— 33.6	0.5	3.7	1.6	63
Februar	— 25.0	— 10.3	— 40.2	1.1	5.3	3.1	47
März	— 23.4	— 12.7	— 34.0	3.4	4.2	3.5	43
April	— 15.3	— 0.9	— 31.5	5.6	5.1	3.0	38
Mai	— 5.0	+ 5.0	— 18.5	5.4	5.2	1.9	58
Juni	+ 2.0	+ 8.0	— 3.8	3.9	6.5	1.9	88
Juli	+ 4.0	+ 13.1	— 1.2	3.8	3.9	1.2	72
August	+ 1.1	+ 11.5	— 6.1	4.4	4.5	1.7	37
September	— 5.7	+ 5.0	— 11.8	3.0	5.0	2.6	33
October	— 13.2	— 4.4	— 22.8	1.3	4.2	2.3	43
November	— 17.5	— 9.1	— 25.4	0.7	5.4	3.6	42

80.3 Tage mit völlig wolkenfreiem Himmel. Selbst bei strengster Kälte der menschliche Athem nicht als Nebel sichtbar.

Zeitschr. d. österr. Gesellsch. f. Meteorologie. 1876. S. 123.

Tabelle IV.

Spitzbergen (Mosselbai). 79° 53′ N., 16° 4′ E., 12 m ü. M. 1872—73.

	Temperatur Mittel	Extreme		Tägl. Ampl.	Relative Feuchtigk.	Bewölkung
December	— 11.5	— 3.4	— 26.6	0.6	86	5.1
Januar	— 13.7	+ 3.6	— 32.4	1.3	85	7.9
Februar	— 18.1	+ 1.6	— 38.2	0.8	94	6.7
März	— 20.7	— 0.4	— 38.0	1.3	92	6.6
April	— 17.4	+ 0.2	— 32.6	3.3	97	6.7
Mai	— 8.5	+ 3.6	— 19.4	2.7	90	8.1
Juni	+ 1.1	+ 9.4	— 3.9	1.9	79	8.2
Juli	+ 5.3	+ 12.8	0.0	—	—	—
August	+ 2.1	+ 9.0	— 2.6	—	—	—
September	— 4.6	+ 6.1	— 19.0	0.9	96	8.7
October	— 9.9	— 0.6	— 27.2	1.0	94	8.0
November	— 11.3	+ 2.6	— 19.5	0.7	93	7.1

Die im Winter häufigen und starken Südwinde erniedrigen die Feuchtigkeit um 20 % und erhöhen die Temperatur um 10—20 % über den normalen Werth.

Zeitschr. d. österr. Gesellsch. f. Meteorologie. 1876. S. 123.

Tabelle V.

Nowaja Semlja (Kleine Karmakul). 79° 23′ N., 52° 36′ E., 7.1 m.
Jahr 1882—83.

	Temperatur			Relative Feuchtigkeit	Windgeschwindigkeit	Bewölkung	Niederschläge		Bodentemperatur[1])	
	Mittel	Extreme					Menge	Tage	Oberfl.	0.8 m
Septbr. .	—0.3	7.9	—11.0	95	6.0	8.1	32	13	—2.9	0.4
October .	—6.5	3.1	—23.4	87	7.9	8.7	34	12	—6.5	—0.3
Novbr. .	—12.0	—0.9	—29.6	82	7.5	7.0	4	8	—13.0	—6.1
Decbr. .	—15.3	—1.8	—30.0	86	7.6	7.3	24	23	—16.1	—11.9
Januar .	—21.5	—1.6	—39.5	82	9.3	6.5	20	19	—22.3	—16.1
Februar .	—9.7	0.2	—28.2	90	8.6	8.1	54	21	—10.5	—11.1
März . .	—14.9	—2.5	—28.9	79	9.0	6.2	86	13	—15.7	—12.3
April . .	—6.4	3.7	—20.1	80	8.6	7.5	21	13	—6.4	—9.0
Mai . .	—5.1	9.8	—17.3	80	8.2	7.7	23	11	—4.2	—7.2
Juni . .	1.2	8.8	—2.4	87	7.1	8.8	15	15	4.1	—0.5
Juli . .	5.7	15.7	—0.6	85	7.1	8.7	50	19	7.0	0.5
August .	5.5	14.9	—0.5	78	6.6	6.9	3	16	10.7	1.2
Jahr . .							366	173		

Meteorol. Zeitschr. 1890, S. 210.

[1]) Bei 1.6 m Tiefe ist der Boden constant gefroren.

Tabelle VI.

Ssagastyr (Sibirien). 73° 23′ N., 124° 5′ E., 4.9 m ü. M. IX. 82 bis VI. 84.

	Temperatur			Relative Feuchtigkeit	Windgeschwindigkeit	Bewölkung[1])	Niederschl.[1])		Bodentemperatur[1])	
	Mittel	Extreme					Menge (mm)	Tage	Oberfl.	0.4 m
Septbr. .	0.1	11.0	—12.3	89	6.7	9.0	13	14	0.1	0.9
October .	—15.2	—2.5	—29.6	90	6.5	7.2	3	7	—15.0	—5.1
Novbr. .	—27.9	—18.3	—36.3	87	5.6	6.0	3	12	—27.5	—14.8
Decbr. .	—33.6	—19.4	—49.2	82	5.3	5.1	6	9	—32.8	—18.3
Januar .	—36.9	—25.9	—47.8	83	4.3	3.7	1	2	—35.4	—21.7
Februar .	—42.0	—27.1	—53.2	81	5.0	2.6	0	2	—39.9	—24.7
März .	—33.3	—18.7	—41.6	84	4.7	3.3	0	1	—32.2	—22.6
April. .	—21.0	—10.2	—32.8	87	5.6	5.2	0	0	—20.4	—18.5
Mai . .	—8.8	3.3	—24.2	91	6.9	8.6	7	14	—7.8	—13.4
Juni . .	0.7	12.5	—12.6	92	6.8	8.4	18	10	3.0	—1.5
Juli . .	4.9	12.1	—0.2	92	8.9	7.6	7	5	7.0	2.4
August .	3.5	12.8	—1.2	90	7.0	8.5	36	8	5.5	2.1
							94	84		

Bei 0.8 m Tiefe ist der Boden, ausser im September, gefroren. — Die stärksten Winde sind E und ESE, die grösste mittlere Windstärke erreicht der ESE im Sommer mit nahe 10 m pro Secunde.

[1]) Die Zahlen stammen aus 1882—83. Meteorol. Zeitschr. 1890. S. 218.

2. Wirkungen des arktischen Klima auf das Pflanzenleben.

§ 1. **Uebersicht der klimatischen Factoren.** Die Elemente des polaren Klima's, welche geeignet erscheinen, das Pflanzenleben in tiefer und charakteristischer Weise zu beeinflussen, können folgendermaassen zusammengestellt werden:

1) Die andauernde Sommerbeleuchtung: Hemmende Wirkungen auf das Wachsthum. Förderung der Assimilation, der Bildung von Pigmenten und anderen Stoffen. Beeinflussung der histologischen Structur.

2. Niedere Lufttemperatur des Sommers: Hemmende Wirkungen auf die meisten Lebensvorgänge, namentlich auf das Wachsthum der Laubsprosse.

3) Niedere Bodentemperaturen des Sommers: Hemmende Wirkungen auf das Wachsthum der unterirdischen Glieder. Erschwerung der Wasserabsorption durch die Wurzeln und dementsprechend ähnliche Wirkungen wie Trockenheit des Bodens: Hemmung des Wachsthums der Laubsprosse, Förderung der Bildung der Sexualorgane, Austrocknungsgefahr.

4) Erwärmung durch Bestrahlung: Zeitweilige Aufhebung der Wirkungen niederer Luft- und Bodentemperatur.

5) Trockene bewegte Winterluft: Austrocknungsgefahr, ähnliche Wirkungen wie 3.

6) Kürze der warmen Jahreszeit: Beschleunigung der periodischen Erscheinungen; Gefahren für die Samenreife; Beschränkung des Dickenwachsthums der Achsen.

Es ist zur Zeit noch nicht möglich, den Antheil jedes einzelnen der eben erwähnten Faktoren an den charakteristischen Erscheinungen des Pflanzenlebens in den arktischen Ländern anzugeben, doch sind, namentlich durch die Untersuchungen Kjellman's und Kihlman's, die ersten Schritte in dieser Richtung zurückgelegt worden.

§ 2. **Vegetationszeit und periodische Erscheinungen.** Kjellman stellt die klimatischen Lebensbedingungen der Pflanzen in der gesammten Arktis folgendermaassen dar:

„Die Zeit, während welcher die Entwickelung der arktischen Pflanzen mit wenigstens einem grösseren Grade von Energie stattfinden kann, ist auf ungefähr zwei Monate beschränkt, zu denen an besonders günstigen Stellen vielleicht noch einige Tage hinzukommen, wovon in ungünstig gelegenen Theilen des Gebiets aber auch einige Tage abgehen."

„So lange die mittlere Tagesemperatur den Nullpunkt nicht übersteigt, kann die Entwickelung als nicht begonnen betrachtet werden. In der letzten Hälfte des Juni trifft dies zwar zuweilen ein, doch ist aber auch dann die Kälte, besonders während der Nacht, oft gross. An sonnigen Stellen erwacht wohl die eine oder andere Pflanze zum Leben, der grösste Theil der Vegetation liegt aber noch im Winterschlafe. Erst Anfang Juli thaut die Oberfläche des Bodens auf und schmilzt den Schnee fort. Am nördlichen Gänsecap, auf der Westküste von Nowaja-Semlja, unter ungefähr 72° n. Br., also in geringer Höhe gegen Norden, waren im Jahre 1875 sowohl das Binnenland wie auch die Strandabhänge auf bedeutenden Strecken noch am 23. Juni mit Schnee bedeckt. Nur eine geringe Zahl von Pflanzen war in der Entwickelung begriffen, und diese befand sich noch in ihrem ersten Anfange. Bei Pitlekaj, dem Ueberwinterungsplatze der Vega-Expedition, wurde die erste Blüthe für das Jahr am 23. Juni gesehen. Der Monat September kann der Vegetationsperiode der arktischen Pflanzen nicht zugezählt werden: der Frost hat dann schon seinen Anfang genommen und Schneefall hat sich eingestellt. Als die schwedische Expedition von 1872—1873 am 3. September an der Mosselbai, an der Nordküste von Spitzbergen ankam, waren bereits alle kleineren Wasseransammlungen mit Eis bedeckt und die Pflanzen auf dem Lande erfroren. Im Jahre 1875 hatte bei Matoschkin-Schar, der Strasse, welche die beiden Hauptinseln von Nowaja-Semlja von einander trennt, der Winter sich schon in den ersten Tagen des September eingestellt. Die ganze Landvegetation war in den Winterschlaf versenkt und die den Sund umrahmenden Felsen mit Schnee bedeckt. Während des ganzen Monats September konnten von der Vega-Expedition auf der Nordküste von Sibirien nur Pflanzen eingesammelt werden, die ihre Thätigkeit für dieses Jahr bereits abgeschlossen hatten.[1])

Nach sämmtlichen Augenzeugen wird die Vegetation wie durch Zauberschlag aus ihrem Winterschlafe geweckt. Kjellman schildert den Anfang der Vegetationszeit folgendermaassen:

„Es ist hier nicht so wie unter südlicheren Breitegraden, wo die eine Art nach der anderen allmählich zur Entwickelung gelangt; es giebt im hohen Norden nicht, wie weiter im Süden, eine aus verschiedenen, zu einer bestimmten Zeit blühenden Gewächsen zusammengesetzte, schärfer begrenzte Frühlings-, Sommer- und Herbstflora. In den Polargegenden kommt alles oder doch fast alles gleichzeitig zum Leben, die Entwickelung beginnt überall in dem gleichen Stadium und schreitet mit gleicher Schnelligkeit fort, so dass auch beinahe das ganze Blüthen-

[1]) l. c. S. 450—451.

wachsthum auf einmal und zwar gleich im Beginn der Vegetationsperiode mit einem Sommerkleide geschmückt ist."

„Bei Pitlekaj, also unter einem verhältnissmässig südlichen Breitegrade, war während der ganzen ersten Hälfte des Juni die mittlere Temperatur der Luft 6°. Am 2. Juni zeigte das Thermometer — 14,3° und die mittlere Temperatur belief sich an diesem Tage auf — 9,4°. Noch am letzten Tage des Juni ging das Thermometer in der Nacht auf — 1,8° herab und die Mitteltemperatur war unter Null."

„Am 2. Juli war die Temperatur der Luft um Mitternacht — 1° und in den ersten neun Tagen dieses Monats wechselte die Temperatur zwischen 6° und + 4° C. Längs der ganzen Küste und weit ins Meer hinaus lagen mächtige, undurchdringliche, ungebrochene Eismassen. Auf einem steil gegen das Meer abfallenden, gegen Süden gekehrten Strandabhang und auf dem umliegenden Flachlande war am 10. Juli das Aussehen der Vegetation folgendes: Die ganze Salixvegetation, aus mehreren Arten, wie Salix artica, Salix boganidensis, Salix reticulata u. a., bestehend, war allgemein in voller Blüthe. Betula glandulosa, eine unserer Zwergbirke sehr ähnliche Art, war neu belaubt und blühte. Ledum palustre hatte seine Blüthenstandknospen geöffnet und seine Blüthenknospen aus ihrer Umhüllung hervorgestreckt. Polygonum polymorphum hatte vollkommen entwickelte Blätter und sichtbare Blüthenstände. Cassiope tetragona und Diapensia lapponica standen an günstigen Stellen in vollem Flor . . ."

Nicht minder anschaulich wird von demselben Forscher der Schluss der Vegetationszeit dargestellt:

„Eine arktische Landschaft bei Einbruch des Winters gleicht am meisten einer südlichen Gegend, welche durch eine heftige Frostnacht verheert worden ist, noch ehe der Winter zu erwarten war. Viele Pflanzen sind in den Schlaf versetzt worden, während sie noch in voller Entwickelung begriffen waren. Sie stehen jetzt da mit erfrorenen, lebenskräftigen Blättern, mit schwellenden Blüthenknospen in den Blüthenständen, mit halbgeöffneten und ganz ausgeschlagenen Blüthen, mit halb oder beinahe ganz reifen Früchten. Die Ruhe ist nicht nach vorhergegangener Vorbereitung eingetreten. Während die Pflanzen in voller Thätigkeit waren, wurden sie von der erstarrenden Kälte gelähmt." [1])

Folgende Stelle in Middendorff's häufig citirtem Werke stellt in anschaulicher Weise den Einfluss der Sonnenstrahlung auf die Vegetation dar:

„Am 14. April n. St. befand ich mich am Jenis'ej, beim Kirchdorfe Dúdino . . . die Landschaft lag hier noch in tiefer Winterlichkeit begraben, und der helle Schein der fast ununterbrochen über dem Horizonte weilenden

---

[1]) l. c. S. 468. [2]) l. c. S. 475—476.

Sonne vermochte dennoch die Lufttemperatur im Schatten nicht über 16° bis 20° R. Frost während der wärmsten Mittagsstunde zu erheben. Vor und nach dieser Stunde hielt sich das Thermometer recht regelmässig zwischen — 23°



Fig. 400. Winterknospe von Primula nivalis, durchschnitten. Nat. Gr. Nach Kjellman.

bis — 30° R. Ich machte mich auf, die Gegend zu mustern. Wo sich der Schnee gesackt hatte oder vom Winde abgefegt war, da brachen die hervorragenden Aeste der Strauchweiden, über die ich fortrutschte, unter meinen Schneeschuhen wie Wachs. Sie waren steif gefroren und auf dem Bruche

sichtlich von eisigem Saft durchsetzt. Plötzlich hielt ich ganz überrascht inne, denn vor mir gucken, theis unmittelbar aus dem Schnee, theils nicht mehr als 1 1/2 Zoll über die Schneefläche hervorragend, silberweisse Weidenkätzchen im Glanze vollendeter Entwickelung hervor. Nur ein paar Zoll tiefer abwärts im Schnee waren dieselben Zweige, die diese Kätzchen trugen, unterhalb wiederum steif gefroren; um so mehr aber die ganz im Schnee begrabenen Aeste, der Stamm und die Wurzeln des Strauches."[1])

Das überraschend schnelle Erscheinen der Blätter bei Beginn der wärmeren Jahreszeit hängt mit dem Umstande zusammen, daß sie schon in der vorhergehenden Vegetationszeit angelegt und vollkommen differenziert werden (Fig. 400), so daß die ersten wärmenden Strahlen der Sonne nur die zur Streckung der Glieder nöthige Kraft zu liefern haben.

Bunge berichtet über das Erwachsen der Vegetation in Ssagastyr (vgl. Tabelle VI): „Am Morgen des 28. Mai 1883 erhob sich die Temperatur zum ersten Male wieder nach 250 Tagen ununterbrochenen Frostes über den Gefrierpunkt. Am 29. Juni fand ich die ersten blühenden Pflanzen: Chrysosplenium, Draba, Rhododendron(?)."[2])

Ueber Fort Conger (Tabelle I) wird berichtet: „Am 1. Juni kam Saxifraga oppositifolia in Blüthe, drei Tage später blühten die Kätzchen von Salix arctica, am nächsten Tage Oxyria reniformis, am 11. Juni Cochlearia, am 21. Papaver nudicaule."[3])

Trotz der Kürze der Vegetationszeit fehlt es sogar in der hocharktischen Flora nicht an Arten, die schon lange vor Ende des kurzen Sommers ihren Vegetationscyclus mit der Bildung reifer Samen abschließen. So hatten, nach Middendorff, im Taymirlande, Ranunculus nivalis und Androsace septentrionalis am 27. Juli schon reife Früchte, und die Blüthen von Sieversia glacialis waren schon am 10. Juli verwelkt, obwohl diese Pflanze nicht zu den ersten gehört, die sich regen, sondern erst drei Wochen vorher aus ihrem Winterschlaf erwacht war. Kjellman erwähnt als Pflanzenarten, die schon früh reife Früchte hervorbringen: Chrysosplenium alternifolium (Ende Juli); Caltha palustris, Ranunculus pygmaeus, R. nivalis, Cardamine bellidifolia (August).

Von den klimatischen Existenzbedingungen der Vegetation in Nordsibirien (Taimyrland) giebt folgende Stelle aus demselben Werke eine Vorstellung: „Am 10. Mai erhob sich die Temperatur zur Mittagszeit zum ersten Male, und zwar um drei Grade, über den Gefrierpunkt; doch wechselten so warme Tage bis Ende des Monats mit einer grösseren Anzahl kalter Tage, an denen die Temperatur um die Mittagszeit $7 \frac{1}{2}^0$ unter Null stehen blieb. Bis zu Mitte Juni gab es noch zur kleineren Hälfte Tage, an denen es um Mittag bis 2^0 kalt war. Erst von Mitte Juni an begann der Sommer; denn von nun an, den ganzen Juli und August hindurch, bis zu den ersten Tagen

[1]) l. c. S. 653.

[2]) Meteorol. Zeitschr. 1890, S. 216.

[3]) Ibid. S. 17.

des September n. St. war die Luft im Schatten stets über den Gefrierpunkt erwärmt, so dass die Durchschnittstemperatur des Juni sich + $1^1/_2{}^0$ R., diejenige des Juli + $7^1/_2{}^0$, des August $8^1/_2{}^0$, des September aber schon fast — $1^1/_2{}^0$ R. herausstellte.“ [1])

§ 3. **Wachsthum und Stoffwechsel der Vegetationsorgane.** Niedriger, ja zwerghafter Wuchs ist die gemeinsame Signatur der arktischen Vegetation. Die Bäume an der Baumgrenze werden, bevor sie ganz aufhören, zu Miniaturgestalten und die Sträucher und Kräuter der Tundra erheben sich, außer an geschützten Stellen, meist kaum zu Fingerhöhe über den Boden. Der Vergleich zwischen Individuen derselben Art in Skandinavien und den arktischen Gebieten zeigt, wie aus folgender Tabelle hervorgeht, dass die geringe Größe nicht eine Arteigenthümlichkeit, sondern eine aus den Existenzbedingungen hervorgegangene Reduction darstellt.

	Skand.	Pol. Geb.
Matricaria inodora	1/2—2 Fuss	2 Zoll
Artemisia vulgaris	2—4 „	4—5 „
Saussurea alpina	1—2 „	2—3 „
Solidago virgaurea	1—2 „	3—4 „
Pedicularis palustris	1/2—1 „	2—3 „
Comarum palustre	1—2 „	4—5 „
Parnassia palustris	1/2—1 „	1 „
Epilobium palustre	1—2 „	2 „
Polygonum viviparum	8—12 Zoll	2—3 „

Die Reduction erstreckt sich auf das Längen- und Dickenwachsthum der oberirdischen Achsen sowie auf das Flächenwachsthum der Laubblätter. Die Wurzeln hingegen scheinen, ähnlich wie bei Pflanzen trockener Standorte, relativ grosse Dimensionen zu erreichen.

Von der Kleinheit der Laubtriebe in der Tundra geben einige von Kjellman angestellte Messungen eine Vorstellung. Anfang August, zu einer Zeit, wo die Jahrestriebe ihre volle Länge erreicht hatten, schwankte die letztere bei Salix polaris meist zwischen 1 und 5 mm und erreichte nur in einigen Fällen 9—11 mm. Jeder Jahrestrieb besass zwei oder drei Laubblätter, deren Länge zwischen 7 und 11 mm und deren Breite zwischen 5 und 11 mm schwankte. Die Jahrestriebe von Ledum palustre, welche noch bei Haparanda, also nur wenig südlicher, 130 mm Länge erreichen, waren in Pitlekaj 8 bis 30 mm, im Mittel ungefähr 20 mm lang; ihre Blätter waren klein und schmal. Die Blätter von Vaccinium vitis idaea waren kaum 4 mm lang und 3,5 mm breit, diejenigen von V. uliginosum selten mehr als 5 mm lang. Die Kräuter erscheinen meist weniger reducirt und einige, wie Sieversia glacialis,

[1]) l. c. S. 656.

Nardosmia frigida und Saxifraga punctata erreichen sogar ziemlich stattliche Dimensionen.

Das secundäre Dickenwachsthum der Achsen nimmt nordwärts noch schneller ab als ihr Längenwachsthum, so dass Middendorff die letzten der aufrechten Bäume wegen ihrer schlanken Gestalt zuerst für junge Bäume hielt. An der äussersten Grenze jedoch wird auch das Längenwachsthum stark beeinträchtigt.



Fig. 401. Links: Vaccinium uliginosum. Rechts: Vaccin. vitis idaea von der Insel Waigatsch. Nat. Gr. Nach Kjellman.

Messungen der Zahl und Dicke der Jahresringe in der Nähe der Baumgrenze sind namentlich von Middendorff und von Kihlman angestellt worden. Der letzterwähnte Forscher fand z. B. in dem zu unterst 83 mm dicken Stamme eines Wacholderbäumchens 544 Jahresringe von durchschnittlich 0,19 mm Breite. Bei den Sträuchern mußte die Zählung unter dem Mikroskop geschehen; oft (Empetrum, Vaccinium uliginosum) war der Jahresring in radialer Richtung nur von einem Gefäss und einer Holzparenchymzelle gebildet. Diese Aufzeichnungen

beziehen sich auf den subarktischen Gürtel. Ueber Alter und Dickenzuwachs der Zwergsträucher der Tundra sind Angaben nicht vorhanden.

Die Frage, welche Ursache die Verminderung der Wachsthumsintensität veranlaßt, lässt sich nicht ohne weiteres beantworten, da, wie vorher gezeigt wurde, die arktische Vegetation drei verschiedenen wachsthumsfeindlichen Factoren, der niedrigen Sommertemperatur, der physiologisch wie Trockenheit wirkenden Kälte des Bodens und der andauernden Beleuchtung ausgesetzt ist.

Von diesen drei Elementen kommt das letzterwähnte, die Länge des Polartages, wie Versuche Kjellman's zeigen, wohl in Folge der Absorption durch die Atmosphäre, im Schatten nicht merklich zur Geltung. Im ununterbrochenen Tageslichte gezogene Pflanzen wurden sogar beträchtlich grösser als solche, die durch künstliche Verdunkelung dem Wechsel von Tag und Nacht ausgesetzt wurden. Das ergiebigere Wachsthum im ersteren Falle ist natürlich nicht eine direkte Lichtwirkung, sondern die Folge stärkerer Ernährung durch ununterbrochene Assimilation. Ueber die Wirkungen des direkten Sonnenlichts fehlt es an Versuchen.



Fig. 402. Salix polaris. Nat. Gr.

Die Versuchspflanzen Kjellman's blieben theils unbedeckt, theils wurden sie täglich während 12 Stunden (8 p. m. bis 8 a. m.) verdunkelt. Als erstes Objekt wurde Lepidium sativum ausgesät. Nach zwei Monaten, während welcher die Pflänzchen sich ganz normal entwickelt hatten, betrug das Gewicht der 15 grössten der constant beleuchteten Pflanzen 3,78 g, dasjenige der zeitweise verdunkelten 3,53 g; die Maximallänge war in der ersten Gruppe (gemessen vom Haftpunkte des Keimblattes bis zur Spitze des längsten Laubblattes) 110 mm und die Durchschnittslänge 95,2 mm, während die entsprechenden Zahlen in der zweiten Gruppe 94 mm und 75 mm waren.

Zu viel ausgeprägteren Unterschieden zu Gunsten der ununterbrochenen Beleuchtung führten Versuche mit echten Polarpflanzen, Cochlearia fenestrata und Catabrosa algida, von welchen überwinterte Exemplare zur Verwendung kamen. Von den Cochlearia wogen nach 24 Tagen (am 20. Juli) die fünf stärksten der periodisch verdunkelten Individuen 5,80 g, also das Exemplar im Durchschnitt 1,16 g, während die entsprechenden Zahlen sich bei den constant beleuchteten auf 10,51 g, bezw. 2,10 g erhöhten. Catabrosa zeigte ähnliche Unterschiede.

Endlich wurden von Cochlearia fenestrata auch zufällig aufgefundene Keimpflanzen, acht im Ganzen, in der angegebenen Weise vom 12. Mai bis zum 18. Juni behandelt. Die vier im vollen Lichtgenuss gewesenen Exemplare hatten am Schlusse des Versuchs 4—6 ausgebildete Laubblätter, die anderen

deren nur 2—4; das Gesammtgewicht der ersteren Gruppe betrug 13.5 cg, dasjenige der letzteren nur 6 cg, (Fig. 403.)[1])

Der grosse Unterschied zwischen den beiden polaren Arten und dem aus Skandinavien mitgebrachten Lepidium in Bezug auf den fördernden Einfluss der ununterbrochenen Beleuchtung scheint mit Anpassungen im Zusammenhang zu stehen.

Die Assimilation während des continuirlichen Sommerlichtes wurde durch Curtel, zwar nicht in den Polarländern, sondern in Norwegen zahlenmäßig festgestellt. Seine Ergebnisse haben natürlich auch für die noch höheren Breiten Gültigkeit. Sie zeigen, daß die Assimilation ununterbrochen vor sich geht, aber mit einem Minimum um Mitternacht, entsprechend dem Minimum der Beleuchtung. Die Versuche wurden in der Nacht vom 31. Juli zum 1. August ausgeführt.

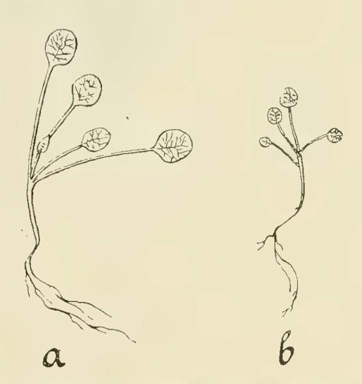


Fig. 403. Cochlearia fenestrata. Keimpflanzen von denen *b* täglich 12 Stunden vom Lichte abgeschlossen, *a* dagegen demselben ununterbrochen ausgesetzt gewesen ist. Nach Kjellman.

Wie Bonnier nachgewiesen hat, und an früheren Stellen gezeigt wurde, entwickeln sich die Pflanzen in continuirlicher Beleuchtung anders als bei dem Wechsel von Tag und Nacht. Nach demselben Forscher sind gewisse Unterschiede der histologischen Structur der gleichen Pflanzenarten, je nachdem sie im Höhenklima niederer Breiten oder im Niederungsklima hoher Breiten sich entwickelt haben, auf die andauernde Beleuchtung der Vegetationszeit zurückzuführen, namentlich die grössere Dicke und geringere Differenzirung der Laubblätter. Die Frage wird jedoch erst in den Polarländern, auf Grund vergleichender Culturen bei unterbrochener und andauernder Beleuchtung, entschieden werden können.

§ 4. **Xerophile Structur der Vegetationsorgane.** Der Charakter der polaren Pflanzenwelt ist entschieden xerophil (Fig. 5, 6, 12). Warming konnte mit Recht Grönland's Vegetation in dieser Hinsicht mit derjenigen der Sahara vergleichen; doch handelt es sich nicht, wie er es annahm, in beiden Fällen um die gleiche klimatische Ursache, nämlich um zu geringe Feuchtigkeit, denn die Schutzmittel gegen Transpiration sind auf constant feuchtem Boden nicht weniger ausgeprägt als auf trockenem. Vielmehr sind hier, wie in so vielen anderen Fällen, ungleiche äussere Factoren pflanzenphysiologisch gleichwertig und haben dementsprechend ähnliche Anpassungen hervorgerufen.

---

[1]) Kjellman l. c. S. 503—506.

Kurze Zeit, nachdem ich den Zusammenhang zwischen xerophiler Structur und Kälte des Bodens für unsere immergrünen Holzgewächse

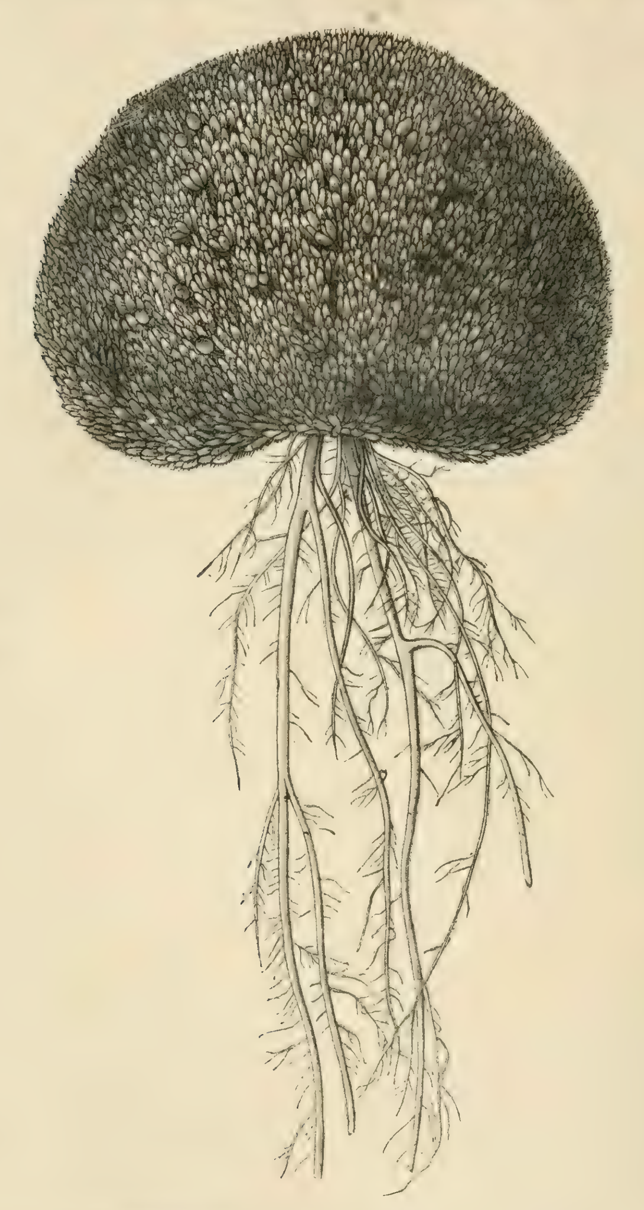


Fig. 404. Aus der nordpolaren Flora: Draba alpina vom Cap Tscheljuskin. Nat. Gr. Nach Kjellman.

nachgewiesen und die große Wahrscheinlichkeit betont hatte, dass der xerophile Charakter der Polarvegetation auf die gleiche Ursache zurück-

zuführen sein dürfte, wies Kihlman, ganz unabhängig von mir, auf Grund ausgedehnter Untersuchungen in Russisch-Lappland nach, dass die polaren Gewächse thatsächlich, wegen des permanenten Vorhandenseins von Grundeis, schon in geringer Tiefe an erschwerter Wasserzufuhr leiden und dementsprechend ähnliche Vorrichtungen zur Herabsetzung der Transpiration entwickelt haben, wie an anderen physiologisch trockenen Standorten.

Kihlman stellt die xerophilen Merkmale der arktischen Vegetation in folgender Uebersicht zusammen:

„Die Blätter sind lederartig, steif und hart, stark cutinisirt mit schuppen- oder nadelförmig verminderter Oberfläche (Lycopodium, Diapensia, Andromeda hypnoides), oder sie haben eine deutliche Neigung zur Succulenz (Saxifraga oppositifolia und andere Steinbrech-Arten, Eutrema, Rhodiola). Dabei erhalten die Spaltöffnungen eine versteckte Lage entweder in mehr oder weniger abgeschlossenen Hohlräumen (Andromeda tetragona, Empetrum) oder unter einer zottigen Haarbedeckung der Blattunterseite (Ledum, Dryas octopetala, Potentilla nivea und multifida, Loiseleuria procumbens, Phyllodoce). In anderen Fällen ist die spaltöffnungstragende Unterseite des lederartigen Blattes nur von einem dicken, sicherlich auch die Transpiration herabsetzenden Wachsüberzug bedeckt (Andromeda polifolia, Vaccinium Vitis idaea, Salix glauca und reticulata). Unter den grasartigen Gewächsen könnte eine ganze Reihe hochnordischer Arten namhaft gemacht werden, die durch Zusammenrollen, Trockenheit und starke Cutinisirung der Blätter zu dem Typus der Steppengräser gerechnet werden müssen (z. B. Hierochloa alpina, Festuca ovina, Nardus, Carex rupestris und pedata). Dagegen ist der Schutz durch einen dichten Haarfilz in den hochnordischen Gegenden schwach repräsentiert (Antennariae, Drabae, Eritrichia, Salix Lapponum und lanata").[1]

Die bei den Gewächsen windreicher Standorte häufige Neigung, durch reiche und dichte Verzweigung halbkugelige Polster zu bilden, zeigt sich bei verschiedenen arktischen Arten, namentlich bei Draba alpina, Papaver nudicaule, Eritrichium villosum, Cerastium alpinum, Aira caespitosa, und ist, nach Kjellman, besonders an den ungünstigsten Standorten ausgeprägt. (Fig. 404.)

„Von den 23 Arten, welche die äusserste Nordspitze Asiens bewohnten, hatten nicht weniger als 13 in Folge starker Zweigbildung die Gestalt von dichten Kugel- oder halbkugeligen Massen. Diese Arten waren: Eritrichium villosum, Saxifraga oppositifolia, S. decipiens, Cardamine bellidifolia, Draba alpina, Papaver nudicaule, Stellaria longipes, Cerastium alpinum, Alsine macrocarpa, Oxyria digyna, Catabrosa algida, Aira caespitosa, Luzula arcuata, welche

---

[1]) l. c. S. 105.

alle an anderen Stellen in spärlich verzweigten, wenig buschigen Formen auftreten.“ [1])

§ 5. **Reproduktionsorgane.** Das für die vegetative Sphäre so ungünstige arktische Klima enthält keine ausgesprochen blüthenfeindlichen Elemente und in seiner physiologischen Trockenheit sogar ein blüthengünstiges Element. Thatsächlich zeichnen sich die arktischen Gewächse im Allgemeinen durch auffallend grossen Blüthenreichthum aus, welcher durch den Gegensatz zur schwachen Entwickelung der Laubsprosse sehr in die Augen fällt und daher von den meisten Polarreisenden erwähnt wird. Begreiflicherweise ist der Blüthenreichthum an den klimatisch für die vegetativen Glieder ungünstigsten Standorten am grössten. An derartigen, allen Unbilden der Witterung ausgesetzten Stellen sah Kjellman die Polster von Papaver nudicaule oft mit ungefähr einhundert offenen Blüthen, die Rasenflächen von Eritrichium villosum ganz blau, hoch- und ganz gelbe oder ganz weisse Drababälle. [2])

Auch dem Wachsthum der einzelnen Blüthenglieder ist das arktische Klima weniger ungünstig als demjenigen der Laubsprosse, indem, wie früher gezeigt wurde, die nützlichen Temperaturen für die Entwickelung der Blüthentheile meist tiefer liegen, als für die Glieder der Laubsprosse. Die Berichte über die arktische Vegetation erwähnen stets der letzteren als reducirt, während die Blüthen häufig als gross bezeichnet werden. In der That erscheinen die Dimensionen der Blüthen im Verhältnis zu denjenigen der Laubsprosse oft sehr beträchtlich. Doch scheint es auch in der arktischen Flora nicht ganz an Arten zu fehlen, deren Blüthenbildung an höhere Temperaturen gebunden ist. So entbehren, nach Kihlman, die meisten Nadelholzkrüppel jenseits der Baumgrenze der Zapfen; Rubus chamaemorus ist an seinen nördlichsten Standorten ohne Blüthen.

In gewissen Fällen reichen die Temperaturen noch für die Bildung der Blüthen, doch nicht mehr für die an höhere Grade gebundene Bildung der Früchte und Samen. So entwickeln an der Baumgrenze viele Nadelhölzer noch Zapfen; dieselben bleiben aber zum grossen Theile steril. Infolge der frühen Blüthe jedoch entwickeln sich Früchte und Samen meist in der wärmsten Jahreszeit, so dass sie zum grossen Theil reif zu werden pflegen (Kjellman).

Die in den meisten Reiseberichten erwähnte gesteigerte Farbenintensität der arktischen Blüthen wird gewöhnlich und wohl mit Recht, als eine Wirkung der andauernden Beleuchtung aufgefasst. [3]) Andere

[1]) Kjellman l. c. S. 496—497.

[2]) S. 497.

[3]) Vgl. Schübeler l. c., Bonnier et Flahault l. c.

Stoffe, deren Bildung ebenfalls vom Lichte begünstigt wird, z. B. ätherische Oele, sind selten; wohlriechende Blüthen sind auf die wenigen nicht sehr weit nördlich gehenden Orchideen und auf Ranunculus Pallasii beschränkt und aromatische Vegetationsorgane selten.

§ 6. **Angebliche Schutzmittel gegen Kälte.** Da der Mensch es im hohen Norden sehr kalt findet und der luftdichtesten Bedeckung bedarf, glaubt er, dass es der Pflanze ebenso ergehen muss. Dementsprechend wurden früher, z. B. noch von Grisebach, alle Eigenthümlichkeiten der Polarvegetation auf die Kälte zurückgeführt. Von einer Kritik der ganz unklaren physiologischen Vorstellungen, welche noch der letztgenannte hochverdiente Forscher in Bezug auf Kältewirkungen hegte, kann hier wohl Abstand genommen werden.

Bereits Kjellman erkannte, dass die arktische Vegetation den Kältewirkungen ohne entsprechende Gegenwehr preisgegeben erscheint. Er zeigte, dass, im Gegensatz zu den herrschenden Vorstellungen, die oberirdischen Theile der Pflanze die im Boden verborgenen an Masse meist überwiegen und dass auch die letzteren den niedrigsten Temperaturgraden ausgesetzt sind. Er wies nach, wie übertrieben die herrschenden Vorstellungen über den Schutz des Schnees gegen Kälte sind, zumal wenn es sich, wie gewöhnlich, nur um dünne Schneelagen handelt (vgl. S. 699). Er verneinte in den meisten Fällen einen Knospenschutz der überwinternden Teile und wo ein solcher vorhanden war, schien derselbe nicht mehr ausgeprägt zu sein, als in südlicheren Zonen. Aehnlich geht es mit der häufig als Kälteschutz beanspruchten Behaarung, welche weder allgemeiner noch reichlicher ist, als im temperirten Europa. Als ein specifisches Schutzmittel gegen Kälte betrachtet Kjellman nur noch „die zuweilen sehr dichte Bekleidung von verwelkten dürren Blättern und Blattresten, welche die überwinternden Stammtheile über dem Boden besitzen“ (viele Leguminosen, Papaver nudicaule etc.). Doch entbehren viele Pflanzen auch solcher Vorrichtungen und sind, trotz jeglichen Fehlens eines äusseren Schutzes, doch resistent, wie z. B. die Cochlearia fenestrata, welcher bereits in einem früheren Kapitel eingehendere Betrachtung gewidmet wurde (S. 44). Fälle der letzteren Art sind die instructivsten, denn sie zeigen, dass die Schutzmittel der arktischen Pflanzen innere, intracelluläre sind und wahrscheinlich im Protoplasma selbst beruhen. Möglicherweise werden genaue histologische Untersuchungen darüber Aufklärung bringen.

Kihlman hat mit den letzten der von Kjellman noch anerkannten äusseren Schutzmittel gegen Kälte aufgeräumt und auch die Vorstellungen dieses Forschers über die in der arktischen Vegetation nöthige Materialersparniss als physiologisch unhaltbar nachgewiesen.

3. Floristischer Charakter der arktischen Länder.

Die arktische mikrotherme Flora besitzt keine ihr eigenthümliche Familie, sondern stellt ein abgeschwächtes Bild der nordtemperirten mesothermen Flora dar. Grönland, das in seinem südlichen Theile noch nicht ein ausgesprochen polares Klima besitzt, hat nach Warming 386 Arten von Gefässpflanzen, die zu 53 Familien gehören. Die letzteren sind, in der Reihenfolge ihrer in Klammern beigefügten Artenzahlen folgende: Cyperaceae (56), Gramineae (50), Caryophyllaceae (28), Cruciferae (id.), Compositae (22), Rosaceae (18), Filices (15), Ranunculaceae (14), Scrophulariaceae (id.), Juncaceae (id.), Saxifragaceae (12), Ericaceae (10), Oenotheraceae (7), Polygonaceae (id.), Gentianaceae (6), Salicaceae (id.), Betulaceae (id.), Lycopodiaceae (id.), Fluviales (5), Orchideae (5), Pyrolaceae (4), Equisetaceae (id.). Drei Arten haben: Halorrhageae, Callitrichaceae, Violaceae, Crassulaceae, Vacciniaceae, Campanulaceae. Mit zwei Arten sind vertreten: Papilionaceae, Umbellatae, Plantaginaceae, Primulaceae, Lentibulariaceae, Rubiaceae. Nur eine Art haben: Pomaceae, Geraniaceae, Empetraceae, Portulacaceae, Parnassiaceae, Papaveraceae, Cornaceae, Plumbaginaceae, Polemoniaceae, Boragineae, Labiatae, Diapensiaceae, Caprifoliaceae, Typhaceae, Juncaginaceae, Colchicaceae, Convallariaceae, Coniferae und Isoetaceae.[1])

Das ausgeprägt arktische Spitzbergen besitzt nach Nathorst 102 Arten aus 24 Familien: Compositae, Campanulaceae, Gentianaceae, Scrophulariaceae, Boragineae, Polemoniaceae, Ericaceae, Rosaceae, Saxifragaceae, Empetraceae, Cruciferae, Papaveraceae, Ranunculaceae, Caryophyllaceae, Polygonaceae, Betulaceae, Salicaceae, Gramineae, Cyperaceae, Juncaceae, Colchicaceae, Polypodiaceae, Lycopodiaceae, Equisetaceae. Die Gramineen sind am stärksten vertreten (23 Arten), danach kommen Cruciferae (15), Cyperaceae und Caryophyllaceae (je 12), Saxifragaceae (11), Ranunculaceae (8) etc. Die artenreichsten Gattungen sind Saxifraga und Carex mit 10 Arten, Ranunculus mit 8 oder 9, Poa mit 6, Potentilla mit 5 etc.

Auswahl der Literatur.

Die klimatischen Angaben sind hauptsächlich aus Hann's Handbuch der Meteorologie, 3. Aufl., sowie aus Woeikof: Die Klimate der Erde (Jena 1887) entnommen.

[1]) Einige der von Warming als besondere Familien unterschiedenen Gruppen werden gewöhnlich als Unterfamilien aufgefasst: Vacciniaceae, Pomaceae, Colchicaceae, Convallariaceae.

Bonnier, G., et Ch. Flahault. Observations sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques du milieu. Ann. des sciences naturelles. Botan. VIe série. Tome VII. 1879.

Bonnier, G. Les plantes arctiques comparées aux mêmes espèces des Alpes et des Pyrénées. Revue générale de botanique. 1894.

Curtel, G. Recherches physiologiques sur la transpiration et l'assimilation pendant les nuits norvégiennes. Revue générale de botanique. Tome II. 1890.

Flahault, Ch. Nouvelles observations sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques du milieu. Ann. des sciences naturelles. Botanique. 6e série. Tome IX. 1878.

Kihlman, A. O. Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland. S. A. aus Acta Societatis pro fauna et flora fennica. T. VI. 1890.

Kjellman, F. K. Aus dem Leben der Polarpflanzen, in: Nordenskjöld, Studien und Forschungen veranlasst durch meine Reisen im hohen Norden. Leipzig 1885. S. 443.

Middendorff, A. v. Die Gewächse Sibiriens. In: Sibirische Reise. Bd. IV. Theil 1. Lieferung 4. 1864.

Schübeler, C. Die Pflanzenwelt Norwegens. Kristiania 1875.

Warming, E. Om Gronlands Vegetation. (Mit französischem Résumé.) Kjobenhavn 1888.

— Ueber Grönlands Vegetation. Engler's Jahrbücher Bd. X. 1888.

II. Die arktischen Pflanzenformationen.

Die Tundra. Charakteristische Eigenthümlichkeiten. Moostundra. Flechtentundra. Moore. Oasen. Die Tundra im Taimyr-Lande nach Middendorff. Die Formationen Grönland's nach Warming.

Jenseits der letzten krüppelhaften Bäume herrscht auf den arktischen Festländern und Inseln, soweit das Eis den Boden nicht bedeckt, die Kältewüste oder Tundra beinahe allein. Nur in den weniger kalten, also vornehmlich den südlichen Strichen der Arktis, sind an günstigeren Localitäten weniger dürftige Formationen vertreten, z. B. Weidengebüsche und kleine Wiesen an Flussrändern und in Fjorden, oder auch Zwergstrauchformationen, welche aus einem dichtern Wuchse derselben immergrünen kleinblätterigen Straucharten bestehen, die sich auf der Tundra vereinzelt zwischen Mooren und Flechten erheben.

Zwerghafter Wuchs, ausgeprägte Xerophilie, Vorwiegen der Moose und Flechten, unvollkommene Bedeckung des Bodens sind überall die Merkmale der Tundra. Ihr spärliches Pflanzenmaterial ist jedoch keineswegs gleichmässig vertheilt. Bald sind die Moose — es sind beinahe ausschliesslich Polytrichum-Arten — bald sind Flechten — anscheinend nach der geringeren oder grösseren Trockenheit des Bodens — vorherrschend, so dass man eine Moos- oder Polytrichum-Tundra von der Flechten-Tundra unterscheidet. Letztere bietet wiederum, je nach dem Vorherrschen des einen oder des anderen Flechtentypus, verschiedene Facies, die verschiedenen klimatischen Bedingungen entsprechen, wie die Cladina-Tundra (Cladonia rangifernia u. a. A., Sphaerophoron corallioides), die Platysma-Tundra (Platysma cucullatum u. a. A., Cetraria islandica u. a. A.), die Alectoria-Heide (Alectoria-Arten).

In den weniger kalten Gebieten der Tundra tritt der unbewachsene Boden gegen den bewachsenen zurück; es können sogar weite Flächen einen zusammenhängenden Ueberzug von Flechten tragen. Wo das Klima am strengsten herrscht, da bildet die Vegetation nur noch kleine



Fig. 405. Tundra und Gebirge an der Küste von Nowaja-Semlja, südlich von Matotschkin Scharr. Nach einer Photographie von Herrn O. Ekstam.

weitgetrennte Flecke auf dem nackten, meist steinigen Boden (Felsentundra, Warming's Felsenflur und Fjeldformation).

Flache Vertiefungen der Tundra, wo das Schmelzwasser sich im Boden ansammelt, versumpfen zu den Tundramooren, wo spärlicher Torf eine dürftige Sphagnumlage mit einigen kleinen Phanerogamen trägt. Solche Stellen entsprechen physikalisch, aber nicht physiologisch den Oasen der Trockenwüste. Die physiologischen Analoga der letzteren sind in der Tundra die Wärmeoasen, sonnige, gegen die trocknenden Winde geschützte Abhänge, auf welche die Sonnenstrahlen beinahe senkrecht fallen und dadurch das Bodenwasser derart erwärmen, dass es den Pflanzen wirklich reichlich zur Verfügung steht. Solche Standorte gleichen manchmal den Blumenbeeten eines Gartens.[1])

„Die Pflanzen der Abhänge sind in mehrfacher Hinsicht die interessantesten. Die meisten derselben treten als kräftig entwickelte Individuen auf, welche hier vollkommen zu gedeihen scheinen und welche ihre Samenreife jährlich erreichen dürften. Dies gilt natürlicherweise für die guten Localitäten, d. h. für die Abhänge, welche bald schneefrei werden. Hier hat man auch Gelegenheit, den merkwürdigen Einfluss der Sonnenstrahlen beobachten zu können. Abhänge, welche kurz vorher mit Schnee bedeckt waren, sind wenige Tage später mit mehreren Blumen geziert; die Entwickelung derselben kann so schnell geschehen, dass man bald auch, wie bei den Drabae, Früchte findet. Hier sieht man zuweilen ganze blaue Rasen von Polemonium pulchellum oder rothe von Saxifraga oppositifolia mit einer bunten Mischung von anderen Farben, gelb, weiss, grün. . . . Wenn die Pflanzen der Abhänge in den Ebenen auftreten, sind dieselben gewöhnlich nicht so kräftig entwickelt, wie auf den Abhängen, doch ist die Verschiedenheit in dieser Hinsicht bei einigen Pflanzen weit grösser als bei anderen."[2])

Middendorff entwirft folgendes Bild von der trockenen Tundra im Taimyr-Lande: „Auf dem trockenen, festen Boden des hochwelligen Landes fusst eine karge Pflanzenwelt, nicht vermögend den als Grundlage dienenden lehmigen Geröllsand zu verhüllen. Moos und Sauergräser, ziemlich zur Hälfte, bilden die Decke der Oberfläche, welche, weil sie eben nur fleckenweise und nicht ununterbrochen gleich unseren Rasendecken bewachsen ist, wie mit schwachen Hümpeln besetzt erscheint. Hauptsächlich verschiedene Arten von Polytrichum, Bryum und Hypnum, zumal zahlreiche Arten der letztgenannten Gattung, bilden die Moosdecke der hohen, trockenen, von mir so genannten Polytrichum-Tundra. Aus der wie ein flaches Rinnennetz sich darstellenden schmutzig-gelbraunen Moosfläche, heben sich Grasflecken hümpelartig empor, aber die schon bei Eröffnung des Sommers halbabgestorbenen brandgelben Spitzen der Binsen, Riede und des Wollgrases stechen nur

---

[1]) Vgl. Kjellman l. c. S. 462.

[2]) Nathorst l. c. S. 444.

unbedeutend von der Grundfarbe der Moosdecke ab; nur unrein, wie durch einen Flor, schimmert die untere grössere Hälfte des Grases hervor, denn als echte Frühjahrspflanzen haben die Sauergräser ihre Blumen schon im vorangegangenen Sommer vorgebildet, und schon zu Anfang des hochnordischen Sommers (Juli 10. bis 20.) sind dieselben in vollster Blüthe und färben sich braun, wenn die Süssgräser sich erst in der Knospenbildung begriffen zeigen."

„Auf orographisch gleichförmig gestalteten Flächen gewinnt das hässliche Aeussere der Tundra das Ansehen ödester Einförmigkeit . . . Keine Abwechselung, kein Schatten, keine Nacht. Licht, Wind und Schall werden durch nichts aufgehalten. Ueberall weht es, überall ist es unheimlich still und stumm. Den ganzen Sommer hindurch währt auf der hochnordischen Tundra der eine und einzige endlose lange Sommertag, beleuchtet von dem blassen Lichte eines mondartigen in Nebelwallen verschleierten Gestirnes, das der Mensch frechen Blicks anglotzen kann."

„. . . Die Tundra gewinnt aber, je mehr wir den Fernblick aufgeben und unsere Aufmerksamkeit unserem nächsten Umkreise widmen. Obgleich bei näherer Einsicht Gräser in Menge vorhanden erscheinen, vermisst das Auge doch noch mehr die Grasdecke sowie das frische Grün unserer heimischen Gegenden, als die Blumen; es bemerkt, dass der abgetragene Teppich zu unseren Füssen ab und zu ($^1/_{10}$ bis $^1/_{20}$ der Oberfläche) mit unscheinbaren Fleckchen der zierlichen Haide (Cassiope tetragona), der Wasserbeere (Empetrum nigrum) oder der buschigen Dryas octopetala geblümt ist, dass hie und da ein spärliches Rennthiermoos als weisse Koralle den Grund ziert, ja dass mitunter eine kaum zu entdeckende halbvergrabene Zwergweide verstohlen sich zeigt, oder gar Zwergblümchen des verkümmerten Chrysosplenium alternifolium, oder zwergiger, theilweise verdorrter Krüppel der ohnehin zwergigen Hungerblümchen (Drabae), oder des Zwergranunkels (Ranunculus pygmaeus) sich hervorthun. Der Kenner unterscheidet allerdings sogar unter den winzigen Hungerblümchen die grösste Mannigfaltigkeit, ja 10 verschiedene, im Taimyrlande vorkommende Arten dieses einen Geschlechtes; doch der Eindruck, den alle diese Blümchen auf den Beobachter hinterlassen, ist nicht mit demjenigen der Zierden unserer blumigen Landschaften zu vergleichen, sondern alles geht in dem einen Begriffe jämmerlicher Dürftigkeit auf . . . Diese Hungerblümchen aber walten dermaassen vor allen anderen Blumen im Taimyrlande vor (10 verschiedene Arten), dass ihre Mannigfaltigkeit nur von derjenigen der Saxifragen (12 Arten) übertroffen wird. Das Ganze macht den Eindruck unverkennbarer grosser Dürre, zumal die verdorrten vor-, sogar vorvorjährigen Blattschöpfe, Blüthenstiele und Fruchtkapseln den grünenden und blühenden Theilen des laufenden Jahres noch fest

ansitzen, noch jahrelang nach ihrem Absterben die grünenden Knospen umhüllend schützen. Kratzt man aber den Boden auf, so findet man sich in feuchter Erde, und stösst in Fingertiefe auf Eis, ja das Moos der Rinnchen ruht unmittelbar auf dem Bodeneise."

„Hie und da zeigt sich wohl auch auf der hohen Tundra ein Alpenmohn oder eine Pedicularis, meist sind das aber die Vorläufer dessen, dass man sich Plätzen nähert, über welche im Frühsommer Wasser rieselt. An solchen Stellen gewinnt auch gewöhnlich das Gras und ein frischeres Grün die Oberhand, die Hümpel vergrössern sich bis zu einem Schritte im Durchmesser und $^1/_2$ Fuss Höhe, die Blätter der Gräser sprossen nicht nur länger, d. i. bis 3 oder 4 Zoll Höhe, einzelne Halme bis 7 Zoll Höhe empor, sondern stehen auch dichter, namentlich aber das Moos verschwindet, Dryas und Cassiope wachsen freudiger."

„Wo sonst noch auf der hohen Tundra ein entschieden und freudig grünender Fleck sich schon in weiter Ferne aus dem Braungelb der Gesammtfläche hervorhebt, da kann man mit Sicherheit auf Süssgrässer und auf eine der beiden folgenden aussergewöhnlichen Ursachen schliessen: entweder sind Baue des Eisfuchses dort vorhanden oder es sind verlassene Zeltstellen der Samojeden . . ."

„Wie auf diesen glücklichen Oasen inmitten der allgemeinen öden Wüste sich die Kraft der Düngung sogar im äussersten Norden bewährt, so auch in den angeschwemmten und jährlich unter Wasser gesetzten schlammreichen Niederungen. Nur in diesen — der Lajdy — vermögen die hochnordischen Gräser sich zu zusammenhängenden Rasenflächen zu vereinigen. In geeigneten Buchten solcher Niederungen fand ich handhohe Schwaden vorjährigen Heues, 2 bis 20 Schritte breit, welche uns auf das Erwünschteste als Lagerstellen dienten. Die längeren Halme hatten bis $1^1/_4$ Fuss Höhe erreicht; die Sense hätte Arbeit gehabt . . ."

„Die üppigsten Oasen des Hochnordens finden wir aber an den Abhängen, welche, vor dem Einflusse rauher Winde geschützt, die Sonnenwirkung senkrecht anprallender Strahlen entgegennehmen, zumal wenn sie mit fetten Uferabstürzen sich verbinden, deren frische Bodenkraft locker daliegt und mit Hülfe ihrer Schwärze die Sonnenstrahlen noch vollständiger aufsaugt."

„Auch auf diesen Uferabstürzen treten die Süssgräser nur in einzelnen Rasenfleckchen und Rasenschöpfen auf, und unsere Rasendecke vermissen wir auch hier; aber um so mehr überrascht uns die Farbenpracht, sowie der Formenreichthum der Blumenstücke, welche sich vom dunklen Boden hervorheben. Von oben betrachtet sehen wir oft mehr Blumen als Laub an den Pflanzen. Hier prangen die Sieversia glacialis, die Ranunkeln, die Caltha palustris, die Potentillen und Löwenzahne mit ihren üppigen hochgelben, Saussurea alpina mit ihren grossen

blauen Blumen, vom saftigen Laube der Blätter gehoben, oder das blaue Polemonium humile und das Vergissmeinnicht; hier prunken die zierlich geschlitzten, rosafarbenen Oxytropis-, hier die Pedicularis-Arten, mit ihren verschiedenfarbigen schöngeformten Blüthen; hier der frische zarte Schmelz der gelben, blauen, purpurfarbenen und weissen Saxifragen, die rothen Köpfe der Armeria arctica, hier Polygonum bistorta, oder die schönen zusammengesetzten Formen der Matricaria inodora var. phaeocephala, hier Erigeron uniflorus und andere Compositen, hier der üppige Alpenmohn (Papaver nudicaule), hier das ausgezeichnet schöne Delphinium Middendorffii, der riesige Senecio palustris mit seinen zollgrossen Blumen, bis 40 an der Zahl . . ."[1])

Grönland besitzt eine Reihe von Formationen, deren Unterschiede theils durch klimatische, theils durch locale Factoren bedingt sind. Zunächst ist zwischen der südlichen, subarctischen Spitze und den nördlicheren, wirklich arctischen Theilen zu unterscheiden. Das südlichste Grönland besitzt Birkenbüsche, die bis 10′ Höhe erreichen und welche vorwiegend von Betula odorata var. tortuosa und B. intermedia gebildet sind. Als Nebenbestandtheile enthalten sie: Sorbus americana, Alnus ovata var. repens, Juniperus communis var. nana, Salix glauca und S. myrsinites.

In den nördlicheren Breiten Grönlands zeigen sich noch bei 68° N. mannshohe Gebüsche von Salix glauca, die auf ihrem schwarzen, feuchten Boden, namentlich in der Nähe der Bäche, einen üppigen Krautflor (Archangelica, Alchemilla vulgaris etc.) ernähren. In Upernivik (ca. 73° N.) haben diese Büsche nur noch 2′ Höhe.

Ein grösserer Theil des südlichen und mittleren Grönland ist von Warming's „Heide-Formation" eingenommen, welche wir lieber, da ihr ökologischer Charakter weit mehr als in mittleren Breiten durch das Klima beeinflusst ist, Zwergstrauch-Tundra nennen wollen. Die Vegetation besteht aus immergrünen, einen halben Fuss hohen klein- und derbblätterigen Sträuchern (namentlich Empetrum nigrum, auch Cassiope tetragona etc.), aus Stauden (z. B. Pyrola grandiflora), Moosen und Flechten. Ueberall zeigt sich zwischen den einzelnen Pflanzen der trockene, sandige Boden.

Echten Tundracharakter zeigt Warming's Fjeld-Formation, welche den grössten Theil des nicht von Eis bedeckten Grönland einnimmt und im Norden allein noch vorhanden ist. Während in der Zwergstrauch-Tundra die Vegetation noch den allgemeinen Farbenton bedingt, ist die Farbe der Fjeld-Formation diejenige des meist kiesigen, bald trockenen bald nasskalten Bodens. Zwergsträucher treten hier ganz zurück; die dürftige Flora ist von Stauden Moosen und Flechten gebildet.

---

[1]) l. c. S. 730—734.

Auswahl der Literatur.

Kihlman, A. O. Pflanzenbiologische Schilderungen aus Russisch-Lappland. Acta Soc. pro fauna et flora fennica. T. VI. 1890.

Kjellman, F. K. Aus dem Leben der Polarpflanzen, in: Nordenskjöld, Studien und Forschungen. Leipzig 1883.

Middendorff, A. v. Die Gewächse Sibiriens. In: Sibirische Reise. Bd. IV. 1. Thl. 1864.

Nathorst, A. G. Studien über die Flora Spitzbergens. Engler's Botan. Jahrbücher für Systematik etc. Bd. IV. 1883.

Warming, E. Ueber Grönland's Vegetation. Engler's Botan. Jahrbücher. Bd. X. 1888.

Vierter Abschnitt.

Die Höhen.

I. Das Höhenklima.

1. Die Luftverdünnung. Abnahme des Luftdrucks bei zunehmender Höhe über dem Meere. Gleichzeitige Abnahme der Lufttemperatur und Zunahme der Wärmestrahlung. Ungleiche Temperatur in Sonne und Schatten auf den Höhen. Nächtliche Abkühlung. Zunahme der Lichtintensität. Reicherer Gehalt des Höhenlichtes an stark brechbaren Strahlen. **2. Die Hydrometeore.** Zunahme des Regens bei zunehmender Höhe. Niveau des grössten Regenfalls. Abnahme des Regens oberhalb desselben. Der ewige Schnee. Die Bewölkung. Abnahme des Wasserdampfes auf grossen Höhen. Rascher Wechsel von Feuchtigkeit und Trockenheit der Luft. Grosse Intensität der Verdunstung im Höhenklima.

1. Die Luftverdünnung.

Der wichtigste Unterschied zwischen dem Klima der Niederungen und demjenigen der Höhen ist die mit steigender Entfernung vom Meeresniveau stattfindende Abnahme des Luftdrucks, welche nicht blos schon an sich ein abweichendes Klima bedingt, sondern auch die andern klimatischen Factoren, Wärme, Licht, Hydrometeore wesentlich beeinflusst.

Unter der Voraussetzung, dass der Luftdruck am Meeresniveau 762 mm beträgt und die Temperaturabnahme je 0,5° C. für je 100 m beträgt, ergeben sich für die Verminderung des Luftdruckes bei Intervallen von 500 m bezw. 1000 m folgende Werthe:

Seehöhe (m)	Temperatur im Meeresniveau					
	0°	5°	10°	15°	20°	25°
0	762	762	762	762	762	762
500	716	716	717	718	719	720
1000	671	673	675	676	678	679
1500	630	632	634	636	639	641
2000	590	593	596	599	601	604
2500	553	556	559	563	566	569
3000	517	521	525	529	532	536
3500	484	488	492	497	501	505
4000	452	457	461	466	470	475
5000	394	399	404	410	415	420
6000	343	348	353	350	364	370

Jede Abnahme des Luftdrucks ist von einer solchen der Lufttemperatur begleitet indem die Absorption der Strahlen mit zunehmender Verdünnung abnimmt. Die bei zunehmender Höhe stattfindende Erkaltung beträgt im Mittel 0,58° C. für 100 m, also etwas mehr als in der vorhergehenden Tabelle angenommen wurde; sie ist jedoch in gewissem Grade von lokalen Einflüssen abhängig. Folgende, von Hann zusammengestellte Tabelle giebt die durchschnittliche Abnahme der Wärme mit der Höhe, wie sie in verschiedenen Gebirgsländern direkt festgestellt wurde.

Wärmeänderung pro 100 m in Celsiusgraden.

I. Tropische Gebirge.

Anden von Columbien und Mexico (Humboldt)	0.53°
Anden von Südamerika zwischen 11° N. u. 5° S. (Boussingault)	0.57°
Nordwest-Himalaya (Blanford)	0.56°
Nordwest-Himalaya mit Tibet (Hill)	0.51°
Mittlerer Himalaya (Blanford)	0.52°
Nilgiri (Hann)	0.62°
Ceylon (Hann)	0.65°
Java (Batavia-Pangerango)	0.56°

II. Temperirte Gebirge.

Siebengebirge (Bischof)	0.56°
Erzgebirge (Reich)	0.52°
Erzgebirge (Hann)	0.59°
Harz (Hann)	0.58°
Blaue Berge vom Norden von South-Wales (Hann)	0.51°
Kaukasus und Armenien (Wild)	0.45°
Mount Washington, North-Hampshire (Hann)	0.55°
Pikes Peak, Colorado (Hann)	0.63°
Kalifornien (Colfax, Summit)	0.75°
Bei Christiania 60° N. B. (Mohn)	0.55°
Alpen (Hann, Hirsch, Wielemann)	0.58°

In den Klimaten mit kalten Wintern existirt eine jährliche Periode der Wärmeänderung mit der Höhe.

Mitteleuropa (Erzgebirge, Harz, Alpen). Wärmeabnahme pro 100 m.

Winter	Frühling	Sommer	Herbst	Jahr
0.45	0.67	0.70	0.53	0.59.

Eine weitere Folge der Luftverdünnung, welche sich bei zunehmender Höhe ebenso direct bemerkbar macht, wie die abnehmende Luftwärme, ist die wachsende Intensität der Wärmestrahlung. Die den Wärmestrahlen ausgesetzten Gegenstände erwärmen sich mehr als im Tiefland, kühlen sich aber auch rascher und stärker ab.

Bekanntlich besitzt die Atmosphäre die Eigenschaft, die von einer glühenden Wärmequelle, z. B. von der Sonne, entsandten Strahlen leicht, die von einem dunklen Körper herrührenden schwer durchzulassen. Dementsprechend wird im Tiefland der Boden durch die Sonnenstrahlen stark erhitzt, durch die eigene nächtliche Strahlung aber wenig abgekühlt. Je dünner die Atmosphäre, desto grösser ist die Erhitzung am Tage, aber auch die Abkühlung in der Nacht.

Zu der Verdünnung der Atmosphäre kommt in hohen Lagen ein anderer Factor verstärkend hinzu, die Abnahme des Wasserdampfes. Der atmosphärische Wasserdampf absorbirt nämlich, nach Violle, eine fünfmal grössere Wärmemenge, als trockene Luft.

Die absorbirende Wirkung der Luft auf die Sonnenstrahlung wird von Hann wie folgt drastisch charakterisirt: „Wenn die Sonne nahe senkrecht über Indien steht, ist der Betrag des directen Sonnenlichtes, das auf die Thäler von Tibet fällt, wo noch Getreide cultivirt wird, nahe 1 1/2 mal grösser als die Lichtmenge, die auf die Ebenen Hindostan's fällt, ja, wenn die Sonne 45° hoch steht, ist die chemische Wirkung derselben auf dem Hochland mehr als 2 mal grösser als auf den Ebenen."

Von den ungleichen Temperaturen an der Sonne und im Schatten auf grossen Höhen geben folgende Daten (nach Peschel, Hann und Junghuhn) eine Vorstellung:

Hooker beobachtete auf dem Himalaya bei 3000 m Höhe 55° C. am geschwärzten Quecksilberthermometer in der Sonne und —5,6° C. im Schnee, im Schatten. Prschewalski fand auf dem Hochlande von Tibet (Seehöhe nicht angegeben) am 27. October 1879 zu gleicher Zeit + 16,3° C. auf der Sonnenseite und — 8,0° C. auf der Schattenseite seines Zeltes. „Cayley sah am 11. August 1867 zu Leh das Thermometer in der Sonne auf 56,8° C. steigen, während die Temperatur im Schatten bloss 23,9° C. war, ein geschwärztes Thermometer in einer luftleer gemachten Glashülle (Solar-Thermometer) stieg sogar auf 101,7° C., d. i. fast um 14° höher über den Siedepunkt des Wassers, der in dieser Höhe nur mehr 88° C. beträgt."

Folgende von Hann zusammengestellte Tabelle zeigt, wie viel grösser der Temperaturunterschied in Sonne und Schatten auf den Höhen als im Tieflande ist:

Ort	Seehöhe in m (Sonnenhöhe 60°)	Thermometer	
		Schatten	Sonne
Oakland Park .	46	30.0	41.5
Riffelberg . . .	2570	24.5	45.5
Hörnli	2890	20.1	48.1
Gornergrat . .	3140	14.2	47.0
Whitby . . .	20	32.2	37.8
Pontresina . .	1800	26.5	44.0
Bernina H. . .	2330	19.1	46.4
Diavolezza . .	2980	6.0	59.5

Von der ungleichen nächtlichen Abkühlung in den Niederungen und auf den Höhen geben folgende Beobachtungen Belege: „Vergleichende Messungen der Wärmestrahlung zu Brienz und auf dem 2110 m höheren Faulhorngipfel ergaben eine 37 % grössere Wärmeausstrahlung auf letzterem Punkte; ebensolche gleichzeitig zu Chamounix und auf dem Grand-Plateau du Mont-Blanc (3930 m) ausgeführt ergaben auf diesem 2880 m höher liegenden Punkte eine beinahe doppelt so grosse (um 93 %) Wärmeausstrahlung. Die Temperatur des Schnees auf dem Grand-Plateau sank in den Nächten vom 28. bis 31. August 1844 auf —19,2° während die Lufttemperatur noch —6,5° betrug“ (Hann).

Ueber die nächtliche Temperaturabnahme auf den 9—12000′ hohen Gipfeln der Vulkane Java's theilt Junghuhn Folgendes mit, das ich nach eigenen Erlebnissen nur bestätigen kann:

„Kaum hat die Sonne den Rand des Horizonts berührt, so tritt eine schnelle, ja plötzliche Veränderung ein. Auf dem Gipfel selbst steht auf einmal alle Bewegung still. Der Wind legt sich gewöhnlich ganz, kein Nebelstreifen zieht mehr vorbei und die Luftwärme sinkt so schnell und tief herab, dass man nicht zögert, sich in seinen Mantel oder seine Decke zu hüllen. Die Javanen kauern sich immer näher um die brennenden Feuer zusammen, denn das Thermometer, das kurz vorher, während die Sonne unterging, noch auf 8,4° R. (10,5° C.) stand, ist nun schon auf 5,3° R. (7° C.), ja zuweilen von 9,3° R. (11,6° C.) bis auf 4,4° R. (5,5° C.) herabgesunken . . . Ehe Mitternacht herangekommen ist, sinkt dann die Temperatur oft bis auf, ja unter den Nullpunkt herab und alles Wasser in Gefässen, die man auf einem schlechten Wärmeleiter in freier Luft ausgestellt hat, wird zu Eis. Selbst auf Wassertümpeln schiessen Eiskrusten an und aller Thau der Pflanzen, besonders der spitzen Gräser, die auf offenen Plätzen wachsen, ist gefroren. Unter den Laubschirmen der Gebüsche ist dies nie der Fall, denn die stabile Wärme des Bodens, 2′ unter der Oberfläche, beträgt 8° R. (10° C.).“

Ch. Martins hat Versuche über die ungleiche Erwärmung des Bodens in der Niederung und auf den Höhen angestellt. Die Stationen waren Bagnères (551 m) und der Gipfel des Pic du Midi (2877 m); die horizontale Entfernung beider Punkte beträgt 14,5 Kilometer. Die Messungen wurden an drei heiteren Septembertagen gemacht und zwar mit der gleichen Bodenart, einer schwarzen Modererde:

	Bagnères	Pic	Untersch. auf Pic
Mittlere Lufttemperatur . . .	22.3 °C.	10.1 °	— 12.2 °
Mittlere Bodenwärme . . .	36.1 °	38.8 °	+ 2.3 °
Maximum der Lufttemperatur .	27.1 °	13.2 °	— 13.9 °
Maximum der Bodentemperatur	50.3 °	52.3 °	+ 2 °

Nicht bloss in Bezug auf die Wärmestrahlung zeigt sich zwischen Tiefland- und Höhenklima ein Unterschied, sondern natürlich auch auf die Lichtstrahlung. Von besonderer Wichtigkeit ist es aber, dass das Höhenlicht reicher ist, als dasjenige des Tieflands, an blauen, violetten und ultravioletten Strahlen, indem der stark brechbare Theil des Spectrum von der Atmosphäre am Stärksten absorbirt wird.

2. Die Hydrometeore.

Vermöge ihrer tieferen Temperatur wirken die Gebirge condensirend auf den Wasserdampf der Luft und sind dementsprechend im Allgemeinen regenreicher als das benachbarte Tiefland.

„So haben die höheren Plateaus und Gebirge der mittleren Sahara regelmässigen Sommerregenfall, an den Gebirgen der nubischen und arabischen Küste entladen sich Gewitter mit schweren Regengüssen. Wo aus den Steppengebieten Mittel-Asiens sich Hochgebirge erheben, findet sich in gewisser Höhe Baumwuchs und Wald ein in Folge reichlicher Niederschläge. Aehnlich verhält es sich in den Wüsten des westlichen Nord-Amerika.“ (Hann.)

Zunehmende Höhe ist mit Zunahme des Regenfalles verbunden, jedoch nur bis zu einer gewissen, nach den allgemeinen klimatischen Bedingungen und nach localen Verhältnissen schwankenden Linie, welche dem Maximum entspricht und oberhalb welcher die Niederschläge rasch wieder abnehmen.

Zunahme der Niederschläge mit der Höhe im deutschen Mittelgebirge:

Seehöhe m	1—200	2—300	3—400	4—500	5—700	700—1000
Niederschlag cm	58	65	70	78	85	100

Die deutschen Mittelgebirge erreichen nicht jene Höhe, von welcher an die Niederschlagsmenge wieder abnimmt (Hann l. c. S. 186).

„Dass es an hohen Gebirgen eine obere Grenze der maximalen Niederschlagsmenge geben muss, ist leicht einzusehen. Die Abnahme der Temperatur mit zunehmender Höhe bedingt nothwendig auch eine Abnahme des Wassergehalts der Luft und die Intensität der Niederschläge muss dadurch in einer gewissen Seehöhe so weit verringert werden, dass sie auch durch eine grössere Häufigkeit derselben nicht mehr compensirt werden kann. Die maximale Niederschlagsmenge ist im Allgemeinen in jener Höhe zu erwarten, wo bei dem durchschnittlichen Feuchtigkeitsgehalt der Luft in der Niederung diese im Emporsteigen so weit abgekühlt wird, dass die Condensation des Wasserdampfes beginnt. Denn hier fallen noch die Niederschläge bei der höchsten Sättigungstemperatur, wo für jeden Grad Temperatur-Erniedrigung die ausgeschiedene Wassermenge im Maximum ist.“ (Hann.)

Nach Hill liegt die Linie des grössten Regenfalls auf dem Himalaya bis 1270 m ü. M.; derselbe beträgt da 3,7 mal mehr, bei 3000 m ü. M., dagegen fünfmal weniger als im benachbarten Tiefland. Nach Junghuhn ist auf Java der Regenfall zwischen 2000—4000′ ü. M. am stärksten.

Für die temperirten Zonen liegen genaue Messungen nicht vor. Die Verhältnisse sind hier dadurch erschwert, dass die Zone grössten Regenfalls mit der Jahreszeit schwankt und zwar im Winter weit tiefer liegt als im Sommer. Die Basis der Gebirge erhält also vornehmlich Winter-, der Gipfel Sommerniederschläge.

Das Erhaltenbleiben des Schnees auf den Höhen ist dadurch bedingt, dass die Sommertemperatur überhaupt nicht oder nicht hinreichend lange den Thaupunkt überschreitet. Das Vorhandensein einer persistirenden Schneedecke ist also von zwei Factoren, der Sommertemperatur und der Menge der Niederschläge, abhängig. Abgesehen von einigen, durch locale Verhältnisse bedingten Schwankungen rückt der ewige Schnee mit abnehmender Breite in die Höhe. So liegt dessen untere Grenze auf Spitzbergen bei 460 m, in den mittleren Alpen bei 2700 m, in den Anden von Quito bei 4800 m, auf der tibetanischen Seite des Himalaya aber, in Folge der hohen Sommertemperatur der benachbarten Hochebene, höher als am äquatorialen Quito, nämlich bei 5670 m.

Die Bewölkung stimmt natürlich im Wesentlichen mit den Niederschlägen überein. Auf den tropischen Gebirgen ist sie auf der Höhe grösser als im Tiefland, wenigstens während der Regenzeit. Dagegen haben die meisten temperirten Hochgebirge, namentlich die Alpen, während des Winters weit helleren Himmel auf den Höhen als in den Tiefen, während das Verhältniss sich im Sommer umkehrt.

Mittlere Bewölkung auf den Höhen und im Tiefland.

	Höhe (m)	Winter	Frühjahr	Sommer	Herbst	Jahr
Ebene Schweiz . .	420	7.3	5.8	5.2	6.2	6.1
Tirol	1300	4.6	5.8	5.4	5.2	5.2
Tirol	1830	3.7	4.6	5.0	4.2	4.4
Ost- und West-Alpen	2600	4.6	6.1	5.6	5.5	5.4

In den temperirten Zonen haben „die höheren Gebirgsthäler und Gipfel einen heiteren Herbst, namentlich aber einen heiteren Winterhimmel. Die grosse Heiterkeit des Winterhimmels in den Hochalpenthälern gehört zu den hervorragendsten klimatischen Vorzügen; sie bedingt neben der Lufttrockenheit und dem verminderten Luftdruck eine ungemein intensive Insolation.“ (Hann.)

„Aus Centralasien haben wir die interessanten Beobachtungen Sewerzow's in Thianschan, aus denen die Erhebung, welche die Wolken- und Regenregion vom Winter zum Sommer erfährt, schön zum Ausdruck kommt. Die Zone der Winterschneewolken befindet sich hier in einer Höhe von 2500—3000 m, es ist dies zugleich die Höhenzone der Tannenwälder, welche in geringeren Höhen der Trockenheit wegen fehlen. Die höheren Regionen empfangen wenig Winterschnee, dagegen reichlicheren Regen durch die höheren Sommerwolken, und dies begünstigt in diesen Höhenzonen den Graswuchs, das Vorhandensein guter Weiden.“ (Hann.)

Mit der zunehmenden Verdünnung der Atmosphäre nimmt ihr Gehalt an Wasserdampf ab und zwar, wie folgende, von Hann zusammengestellte Tabelle zeigt, in welcher Druck und Wassergehalt der Luft im Niveau des Meeres gleich 1 gesetzt sind, im Verhältniss viel rascher.

Seehöhe (m)	Wasserdampf	Luft	Seehhöhe (m)	Wasserdampf	Luft
0	1.00	1.00	5000	0.17	0.54
1000	0.73	0.88	6000	0.12	0.47
2000	0.49	0.78	7000	0.08	0.42
3000	0.35	0.69	8000	0.06	0.37

Diese Abnahme bezieht sich nur auf den absoluten Wasserdampfgehalt der Luft, während der relative in keiner gesetzmässigen Beziehung zur Höhe steht. Alle Beobachtungen über den relativen Dampfgehalt der Luft in grossen Höhen ergaben, dass derselbe einem ausserordentlichen starken und raschen Wechsel unterliegt, so dass ganz gewöhnlich völlige Sättigung mit Wasserdampf und grösste Trockenheit in kurzen Intervallen aufeinander folgen, je nachdem aufsteigende Bewegung mit Wasserdampf oder absteigende Bewegung bezw. Windstille herrschen.

Solcher Wechsel zeigt sich in den Tropen vornehmlich während der Regenzeit, in den kühlen Zonen aber nur im Frühling und im Sommer; der Winter ist auf den Höhen, entsprechend der geringen Bewölkung, durch sehr trockene Luft ausgezeichnet.

Nach den Beobachtungen Junghuhn's auf Java schwankte die relative Feuchtigkeit auf dem Gipfel des Slamat (10 500′ = 3374 m) im Laufe von weniger als 24 Stunden zwischen 13 % und 100 %, auf dem Gipfel des Semerú (11 489′) im Laufe von 45 Stunden zwischen 35 % und 5 %. Von der Trockenheit auf letzterem Gipfel sagt derselbe Beobachter: „Die Luft war auf diesem Gipfel des G. Semerú, dem höchsten der Insel Java, so trocken, dass java'sche, aus Pandanusblättern geflochtene Matten, die an demselben Morgen, 5000′ unterhalb des Gipfels, noch sehr biegsam waren, in die kleinsten Stücke gebrochen, in der flachen Hand zu Staub, so fein wie Mehl, zerrieben und in die Luft geblasen werden konnten."

Ch. Martins fand auf dem Grand-Plateau des Mont Blanc (3930 m) vom 28. August bis zum 1. September eine relative Luftfeuchtigkeit von durchschnittlich 38 % (Minimum 13 %), während sie zu Chamounix 82 % (Minimum 50 %) betrug.

Der tägliche Wechsel der Thal- und Bergwinde bedingt eine fortwährende Bewegung der Gebirgsluft, die namentlich in beträchtlicher Höhe und auf isolirten Gipfeln zu grosser Intensität steigt. Auf den Hochgebirgen der temperierten Zone sind die Winde im Winter weit weniger heftig als im Frühling und Sommer.

Die Luftverdünnung, die starke Insolation, die zeitweise eintretende ausserordentliche Trockenheit der Luft, die Winde bedingen gemeinschaftlich die auffallende Intensität der Verdunstung, die jedem Bergsteiger nur zu gut bekannt ist.

Es trocknet Alles viel rascher in grossen Höhen, getödtete oder gefallene Thiere mumificiren, ohne zu faulen, der Schweiss verdunstet rasch, die Haut ist trocken und spröde, das Durstgefühl wird gesteigert. Die Evaporationskraft des Hochgebirgsklimas darf deshalb nicht nach der relativen Feuchtigkeit allein beurtheilt werden, der verminderte Luftdruck ermöglicht eine viel raschere Verbreitung der gebildeten Wasserdämpfe, also eine Beschleunigung der Verdunstung. (Hann.)

Die beiden folgenden Tabellen geben die Unterschiede der Hydrometeore zwischen zwei benachbarten, aber ungleich hohen Punkten an der regenreichen Küste des westlichen Schottlands, die dritte für den isolirten Mont Ventoux in Süd-Frankreich unter Hinweis auf das benachbarte Carpentras.

Tabelle I.

Fort William. Basisstation von Ben Nevis. Seehöhe: 9 m.

	Temperatur mittl. tägl. Max.	Min.	Mittlere Temperat.	Mittlere Extreme	Monats-Extreme	Regenmenge
Januar	6.7	1.5	4.2	11.6	— 5.6	280
Februar	6.5	0.7	3.5	10.6	— 6.3	178
März	7.8	1.3	4.4	13.2	— 5.6	153
April	11.4	2.8	6.8	15.7	— 2.0	98
Mai	14.6	5.8	10.2	21.9	0.5	92
Juni	17.7	8.4	13.0	25.4	2.8	94
Juli	17.9	9.6	13.6	25.0	4.3	145
August	17.7	9.6	13.4	23.1	3.4	141
September	15.7	7.9	11.6	21.4	0.9	143
October	11.4	5.1	8.2	15.8	— 1.6	193
November	8.6	3.1	5.9	13.0	— 4.0	220
December	7.2	0.9	4.4	12.4	— 6.1	219
Jahr:			8.3			1956

(Meteor. Zeitschr. Bd. IX, 1892, S. 469.)

Tabelle II.

Ben Nevis. 56^0 47′ N. B, 4^0 58′ w. L., 1343 m ü. M.

	Temper. mittel. tägliches Max.	Min.	Mittlere Temper.	Mittlere Temperat.-Extreme		Regen-Menge (mm)	Relat. Feuchtig.	Windstärke
Januar	— 1.7	— 5.6	— 3.7	3.8	— 10.7	403	96	3.56
Februar	— 3.1	— 6.7	— 5.0	2.8	— 11.5	259	95	3.52
März	— 3.0	— 7.7	— 4.8	3.4	— 12.1	303	95	3.04
April	— 1.4	— 5.0	— 3.1	4.1	— 9.2	152	93	2.41
Mai	2.1	— 1.6	— 0.3	8.5	— 6.4	177	94	2.20
Juni	6.0	1.8	3.9	13.8	— 2.7	194	90	1.80
Juli	6.4	2.5	4.5	13.3	— 1.8	257	94	2.00
August	6.1	2.5	4.3	11.7	— 1.9	296	94	1.92
September	5.4	1.4	3.4	13.1	— 4.2	298	95	2.10
October	1.4	— 2.0	— 0.3	8.1	— 7.3	377	97	2.59
November	— 0.9	— 4.1	— 2.3	5.1	— 9.5	376	93	2.79
December	— 2.5	— 6.0	— 4.2	3.7	— 11.1	405	97	2.69
Jahr			— 0.6			3497		

(Meteor. Zeitschr. Bd. IX, 1892. S. 469—70.)

Tabelle III.

Mont Ventoux. 5^0 16′ ö. L., 44^0 17′ N. B., Höhe 1900 m.
1886—1887 (ausgen. *).

	Temperatur					Niederschläge					
	Mittleres		Absolutes		Diff. gegen Carpentras	Menge 1886/87	Tage	Schneetage	Nebeltage	Menge* 1885/86	Menge in Carpentras
	Max.	Min.	Max.	Min.							
December .	— 2.4	— 5.6	2.0	— 13.8	9.0	144	2	8	12	12	35
Januar . .	— 1.1	— 7.2	9.8	— 13.8	5.8	156	0	8	10	300	31
Februar .	— 1.7	— 8.7	8.0	— 18.2	9.6	140	0	9	5	85	59
März . .	— 1.9	— 5.5	14.2	— 17.6	10.4	226	2	9	4	190	33
April . .	—	— 4.3	0.2	— 12.6	—	130	1	14	4	143	48
Mai . .	—	— 2.2	—	7.2	—	79	5	9	8	187	21
Juni . .	20.5	5.4	25.0	0.0	7.7	101	6	0	1	33	20
Juli . . .	21.5	8.2	26.4	3.4	11.9	144	9	0	3	45	47
August . .	17.6	6.5	25.2	— 0.4	11.4	51	10	0	6	86	20
September .	11.6	3.6	21.0	— 3.6	10.2	171	7	1	6	197	67
October .	3.8	— 3.5	11.8	— 12.0	9.4	74	4	4	10	402	12
November .	0.3	— 4.6	7.2	— 7.6	10.0	449	4	12	9	933?	135
Jahr:						1865				2613	528

(Meteor. Zeitschr. Bd. VI, 1889, S. 29.)

Literatur.

Die klimatischen Angaben sind hauptsächlich aus Hann's Handbuch der Meteorologie, 3. Aufl. 1897, entnommen. Benutzt wurde ausserdem: Gh. Martins, Von Spitzbergen zur Sahara. Deutsche Ausgabe. 1872.

II. Die Regionen der Vegetation.

1. **Klimatische Factoren der regionalen Gliederung.** Unterscheidung und kurze Charakteristik der drei Regionen: Basale Region, montane Region, alpine Region. Vergleich der Höhenregionen und der Zonen. Frühere Uebertreibung der Wärmewirkungen. Humboldt's Ansichten. **2. Das Pflanzenleben in den Höhenregionen.** § 1. Gehölz, Grasflur, Wüste im Hochgebirge. Reihenfolge des Gehölzklima, Grasflurklima und Wüstenklima bei zunehmender Höhe. Uebereinstimmung der Formationen in der basalen und montanen Region mit solchen des Tieflands, charakteristisches Gepräge der alpinen Formationen. — § 2. Eigenthümlichkeiten der alpinen Gewächse. Alpine Tracht. Krummholz, Sträucher, Polstergewächse, Rosettenstauden, Gräser. Xerophile Structur. Farbe, Grösse, Geruch der Blüthen. Periodische Erscheinungen. Versuche Bonnier's und Kerner's über den Einfluss des Höhenklimas auf Structur der Pflanzen. Wirkung der einzelnen klimatischen Factoren. Assimilation und Transpiration in der alpinen Region. Zunahme des Zuckers in den Nektarien. Anwendung der Versuchsresultate auf die natürliche alpine Vegetation. — § 3. Das Vorkommen alpiner Pflanzenarten in den Tiefländern. Vorkommen tropischer alpiner Pflanzen in tieferen Regionen als Epiphyten und in Solfataren. Unterschiede der arktischen und alpinen Pflanzenstructur. — § 4. Die Höhengrenzen des Pflanzenlebens. Saussurea tridactyla.

1. Klimatische Factoren der regionalen Gliederung.

Die ersten bei der Besteigung eines Berges zum Vorschein tretenden Veränderungen der Vegetation sind durch die Zunahme der Niederschläge bedingt. Wo der Pflanzenwuchs im Tiefland dürftig, ist er in der Höhe reichlicher; wo im Tiefland der Wald nur das Irrigationsgebiet der Flüsse einnimmt, dehnt er sich in weiter, zusammenhängender Decke auf den unteren Gebirgsabhängen aus. Die maassgebenden Pflanzenarten, z. B. die häufigsten Waldbäume, sind im Gebirge zunächst noch dieselben wie auf feuchten Standorten der Niederung; auch ihre Lebensweise und Structur zeigt sich noch unverändert.

Mit wachsender Höhe tritt zu der Feuchtigkeit ein zweiter auf die Vegetation einwirkender klimatischer Factor hinzu, die Abnahme der Temperatur. Alle direct oder indirect von der Wärme abhängigen Eigenschaften der Pflanzen zeigen sich entsprechend beeinflusst. Arten der Tiefländer höherer Breiten treten zum Vorschein und ersetzen diejenigen des benachbarten Tieflands, die entsprechend

abnehmen. Das Gesammtbild der Vegetation, sowohl in systematischer wie in ökologischer Hinsicht, hat gleichsam eine Verschiebung polwärts erlitten.

Bei noch grösserer Höhe werden die Niederschläge schwächer, während die Abnahme der Temperatur fortschreitet. Aber noch andere Factoren des Höhenklima machen nun ihren Einfluss auf das Pflanzenleben geltend, wie die Luftverdünnung, die intensive Sonnen- und Erdstrahlung, die heftigen Winde. Die Vegetation erhält ein eigenartiges Gepräge, das wir als alpin bezeichnen, und das, da durch charakteristische Eigenschaften des Höhenklima bedingt, ein Analogon in den Tiefländern entbehrt. Wir können dementsprechend auf hohen Gebirgen drei Stufen oder Regionen der Vegetation unterscheiden, nämlich:

1) Basale Region. Vegetation mehr hygrophil, aber ebenso thermophil als im benachbarten Tiefland, derjenigen feuchter Standorte in letzterem ähnlich.

2) Montane Region. Vegetation mehr hygrophil und weniger thermophil als im benachbarten Tiefland, derjenigen der Tiefländer höherer Zonen vergleichbar.

3) Alpine Region. Vegetation durch das gesammte Höhenklima beeinflusst, ohne Analogon in Tiefländern.

Eine Pflanze der basalen Region wird in der Niederung unverändert bleiben, wenn die Feuchtigkeit, eine solche der montanen Region, wenn ausserdem die Temperatur derjenigen des natürlichen Standortes ähnlich ist. Eine alpine Pflanze gedeiht entweder gar nicht im Tiefland oder büsst, wenn sie es thut, ihre alpine Tracht theilweise ein.

Die Vegetationsregionen der Gebirge sind natürlich nicht scharf gegeneinander abgegrenzt, sondern gehen, ähnlich wie die Vegetationszonen, ganz allmählich in einander über. Die Grenzlinien sind dementsprechend bis zu einem gewissen Grade der Willkür anheim gestellt. Ausserdem sind dieselben je nach dem Gebirge wechselnd, indem andere klimatische Factoren die Wirkungen des Höhenklima bald unterstützen, bald abschwächen, ersteres namentlich in den hohen, letzteres in den niederen Breiten. Dennoch können alle drei Regionen stets mit Sicherheit unterschieden werden, am leichtesten zwischen den Wendekreisen, am schwierigsten in den circumpolaren Gebieten.

Da die ersten Pflanzengeographen nur die Temperatur in Betracht zogen, so erblickten sie in den Veränderungen, welche die Vegetation in zunehmender Höhe erleidet, lediglich die Wirkung ihrer Abnahme. So kamen sie zu der Vorstellung, dass ein äquatorialer Berg mit seinem von ewigem Schnee bedeckten Gipfel klimatisch gleichsam eine Erdhemisphäre im Kleinen darstelle und entsprechende Florengürtel aufweisen müsse. Der von Eis und Schnee bedeckte Gipfel stellte für sie das Analogon einer Polkappe dar.

Neuere Untersuchungen haben den Nachweis geliefert, dass die früheren Vorstellungen über den Einfluss der Temperatur auf die geographische Verbreitung der Gewächse viel zu exclusiv waren. Immerhin darf die Gliederung der Höhen lediglich in Wärmegürtel in der Pflanzengeographie nicht vernachlässigt werden, da sie für manche Fragen der floristischen Pflanzengeographie maassgebende Bedeutung behält.

Tropische Gebirge weisen folgende Wärmegürtel auf:

1) Warmer Gürtel mit tropischem Klima.

2) Milder Gürtel. Mittlere Temperatur ca. 15°—20°, nie unter 0°.

3) Kühler Gürtel. Temperatur zuweilen unter 0°.

4) Kalter Gürtel. Temperatur meist unter 0°.

Von allgemeinen Angaben über die Temperaturen gerade der beiden höchsten Gürtel glauben wir absehen zu müssen, einerseits weil dieselben starke Schwankungen zeigen, welche, obwohl für das Pflanzenleben von höchster Bedeutung, bisher nicht hinreichend festgestellt sind, sodann weil das Wärmeklima dieser Gürtel mit der Entfernung vom Aequator tiefgreifende Veränderungen erleidet.

Die Wärmegürtel der Gebirge hoher Breiten dürfen wegen der polwärts zunehmenden Unterschiede der Jahreszeiten den kühlen und kalten Gürteln der tropischen Hochgebirge nicht gleichgestellt werden. Der Vergleich ist nur bei nicht zu grossem Breitenunterschied zulässig und wurde von früheren Pflanzengeographen viel zu weit geführt.

Der Zusammenhang zwischen Hemisphären und Hochgebirgen, Erdzonen und Höhenzonen wurde von A. von Humboldt klimatisch begründet und auf die ganze Erde ausgedehnt, nachdem bereits früher Tournefort und Gundelsheimer nachgewiesen hatten, dass der Ararat von unten nach oben eine armenische, südeuropäische, französische, skandinavische und arktische Florenstufe aufweist.

Folgende Vegetationsregionen wurden von Humboldt für das äquatoriale Andengebiet aufgestellt:

Höhe über dem Meere	Mitteltemperatur für die entsprechende Höhe (Celsius)	Erdzonen mit ähnlicher Temperatur im Meeresniveau (Breitegrade)	Charakteristische Gewächse.
0—600	27.5°	0—15	Palmen und Bananen
600—1200	24°	15—23	Baumfarne und Feigen
1200—1900	21°	23—34	Myrten- und Lorbeergewächse
1900—2500	19°	34—45	Immergrüne Laubhölzer
2500—3100	16°	45—58	Sommergrüne Laubhölzer
3100—3700	13°	58—66	Nadelhölzer
3700—4400	8.5°	66—72	Alpenrosen
4400—4800	4.5°	72—82	Alpenkräuter
über 4800	1.5°	82—90	Kryptogamen (Ewiger Schnee)

Die genialen Anschauungen Humboldt's haben sich nur zum Theile bewährt. Seine Reihenfolge der Vegetationsstufen in äquatorialen Gebirgen ist beinahe nie vollzählig vertreten. So zeigt sich in den Tropen die Stufe der sommergrünen Bäume nur in einigen Grenzgebieten und diejenige der Nadelbäume ist, wenn überhaupt vorhanden, meist durch Beimischung vieler Laubhölzer verwischt. Endlich ist die Höhe der Baumlinie schwankend und auf Kegelbergen z. B. viel tiefer gelegen als auf Kettengebirgen.

2. Das Pflanzenleben in den Höhenregionen.

§ 1. **Gehölz, Grasflur, Wüste im Hochgebirge.** Die Veränderung des Klima beim Uebergang vom Tiefland in die Höhe ist zunächst gehölzgünstig, denn die Regen sind hier ergiebige Gussregen, durch welche der Untergrund constant feucht erhalten wird. Dementsprechend sind die Abhänge der basalen und der montanen Region gewöhnlich von Gehölzen überzogen, die in regenreichen Gebieten diejenigen des benachbarten Tieflands an Ueppigkeit zu übertreffen pflegen. Im unteren Gürtel der alpinen Region sind die Niederschläge weniger reichlich als in den beiden unteren Regionen und nehmen nicht die Form ergiebiger lange dauernder Gussregen an, sondern, wegen der geringen Capacität der verdünnten Luft für Wasserdampf, diejenige leichter, kurz dauernder, aber häufiger oberflächlich nässender Sprühregen. Dadurch erhält das Klima im unteren Theil der alpinen Region mehr den Charakter eines Grasflurklima. Zudem enthält dieses Klima in den häufigen und heftigen Winden, welche, bei der Verdünnung und der häufig grossen Trockenheit der Luft noch stärker als im Tiefland die Transpiration befördern, ein ausgesprochen baumfeindliches Element. Die klimatischen Formationen des unteren Gürtels der alpinen Region sind dementsprechend Grasfluren; Gehölze zeigen sich nur als niedrige, xerophile Standortsformationen, auf sehr durchlässigem, steinigem, der Grasflur ungünstigem Boden.

Im oberen Gürtel der alpinen Region werden einerseits die Niederschläge immer geringer, während andererseits die trocknenden Wirkungen der verdünnten Luft immer stärker zur Geltung kommt. Das Grasflurklima geht in Wüstenklima über. Ausser an nassen Standorten ist die Vegetation äusserst spärlich und schliesslich auf einige Flechten beschränkt.

Die Reihenfolge: Gehölz, Grasflur, Wüste, entsprechend drei Höhenstufen, ist nur auf den höchsten tropischen, subtropischen Bergen, z. B.

am Kilimandscharo, anscheinend auch im Tibet, vertreten. Meist dehnt sich dicht über der Grasflur ewiger Schnee aus.

Die Formationen der basalen und der montanen Region zeigen keine wesentlichen ökologischen Abweichungen von den Formationen der Tiefländer und sollen daher die gleichen Bezeichnungen tragen. In der alpinen Region hingegen tragen die Pflanzenformationen das charakteristische Gepräge des Höhenklima und müssen entsprechend gekennzeichnet werden, was durch den Zusatz alpin geschehen soll. Wir stellen daher die alpinen Grasfluren, Gesträuche, Wüsten neben diejenigen des Tieflands und behalten nur für die alpinen Wälder die übliche Bezeichnung Krummholz.



Fig. 406. Alpine Andensträucher der Paramos: *1* Hinterhubera ericoides (Composit) Venezuela. *2* Senecio vaccinioides. Neu-Granada. Natürl. Grösse. Nach Weddell.

§ 2. **Eigenthümlichkeiten der alpinen Gewächse.** Worin die charakteristische Tracht der Pflanzen der alpinen Region besteht, lässt sich am besten bei den auch im Tiefland vorkommenden Arten nachweisen. Die alpinen Individuen haben kürzere Axen, kleinere Blätter, stärker entwickelte Wurzeln, gleich grosse oder etwas grössere, häufig etwas tiefer gefärbte Blüthen, und die gesammte Structur ist bei ihnen xerophil.

Im Uebrigen können wir in der Regel folgende Typen unterscheiden.

1) Das Krummholz. Diese Bezeichnung kam früher nur für die Legföhre, Pinus montana var. Pumilio, welche den Typus im europäischen Hochgebirge allein vertritt, zur Anwendung. Der gleiche Habitus kommt aber, wie neuere Untersuchungen gezeigt haben, vielen tropischen Bäumen der alpinen Region zu. Er ist bedingt durch den kurzen, knorrigen, oft schiefen oder horizontalen Stamm und die langen, schlangenartig gewundenen, hin und her gekrümmten Aeste.

2) Die alpinen Sträucher haben theilweise aufrechten Wuchs und unterscheiden sich dann habituell nicht wesentlich von Tieflandsträuchern. In den höchsten Vegetationsgürteln jedoch sind sie als kriechende Zwergsträucher ausgebildet, mit reich entwickeltem Wurzelsystem und meist reich verzweigten, auf dem Boden oder dicht unter dessen Oberfläche horizontal ausgebreiteten Axen. Wie das Krummholz sind die Sträucher beinahe stets immergrün.

3) Der, abgesehen von den Moosen, nur auf den Inseln der südlichen temperirten Zone und in der Arktis auch in den Niederungen vertretene Typus der Polsterpflanzen ist in der alpinen Region der Gebirge der höheren Breiten beider Hemisphären und in den Anden, durch eine Fülle von Formen der verschiedenartigsten Verwandtschaft ver-



Fig. 407. Alpine Zwergsträucher Neu-Seelands: Coprosma cuneata Hook. fil. Nat. Gr.

treten (Fig. 408). In einem derartigen Polster sind die Glieder eines Axensystems, dessen Hauptaxe bald noch vorhanden, bald abgestorben ist, derart aneinander gepresst, dass sie sich allseitig dicht berühren und nur an der freien Oberfläche Blätter und Blüthen aufweisen. Die Grösse der Polster ist sehr verschieden. Bei gewissen Androsace- und Saxifraga-Arten der Alpen, z. B., übertreffen sie kaum diejenigen der Grimmia- und Barbula-Arten, die bei uns auf Mauern und Felsen die Polsterform vertreten, während andere an Korallenmassen erinnern, wie bei den neuseeländischen Raoulia- und den andinen Azorella-Arten, deren bis 2 m hohe, sammetartig behaarte, glatte und feste Polster aus dicht schliessenden prismatischen Sprossen zusammengesetzt sind.

4) Eine Hauptrolle, namentlich auf den alpinen Wiesen, kommt den Rosettenstauden zu, welche sich von denjenigen der Niede-

rungen durch viel kürzere oberirdische Sprossen und viel längere und kräftigere Wurzeln unterscheidan (Fig. 409—412).

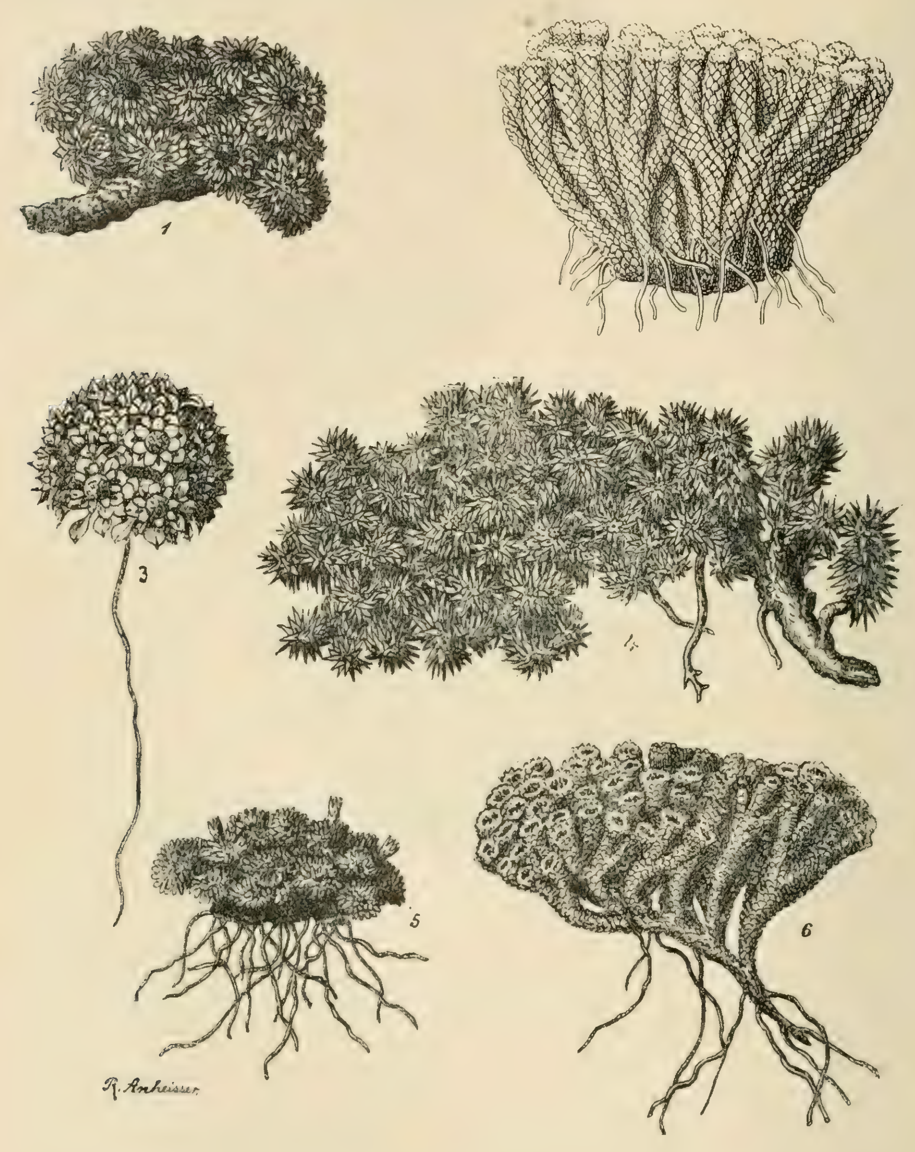


Fig. 408. Alpine Andenflora der Paramos und Punas. Polstergewächse in natürl. Grösse. *1* Erigeron pulvinatum. Punaformation, Bolivien. *2* Maja compacta (Composit). Neu-Granada. *3* Oriastrum pusillum (Compos.-Mutis.). Chile, am ewigen Schnee. *4* Verbena minima Meyen. Peru und Bolivien. *5* Lysipoma muscoides (Lobeliac.). Neu-Granada, am ewigen Schnee. *6* Merope aretioides (Composit), am ewigen Schnee. Peru. Alle nach Weddell.

5) Die alpinen Gräser haben meist kürzere Blätter als diejenigen des Tieflands, so dass die alpinen Grasfluren niedrigen Rasen zu be-

sitzen pflegen. In den Tropen sind diese Grasblätter nach dem Steppentypus gebaut, schmal, eingerollt, hart, stechend, während sie in hohen Breiten oft echte Wiesengräser darstellen.

Das Laub ist, wenigstens auf den höheren Stufen der alpinen Region, mit ausgeprägten Schutzmitteln gegen Transpiration versehen. Bei den Holzgewächsen ist es meist lederartig, bei den Stauden, entsprechend der zeitweise herrschenden grossen Lufttrockenheit, oft stark behaart. Die nicht behaarten Stauden haben dicke, oft succulente Blätter, eine stark ausgebildete Cuticula, enge Intercellularen und die bei Xerophyten allgemein verbreitete mächtige Entwickelung der Palissaden.

Die Blüthen der alpinen Gewächse pflegen lebhafte Farben zu besitzen, und bei Arten, die gleichzeitig die Niederung und die alpine Region bewohnen, zeigt sich in dieser Hinsicht eine deutliche Bevorzugung der letzteren. In manchen Fällen ist die Blüthe grösser, z. B. bei Solidago Virgaaurea, Betonica officinalis, Helianthemum vulgare in den mitteleuropäischen Gebirgen, nach Lindmann auch bei Campanula rotundifolia, Melandryum silvaticum, Taraxacum officinale, im norwegischen Hochgebirge. Hingegen ist die alpine Form der Parnassia palustris[1]) viel kleinblüthiger als im Tiefland. Der Geruch der Blüthen zeigt mit der Höhe eine Zunahme.



Fig. 409. Alpine Andenflora. Achyrophorus quitensis Schultz Bip. Neu-Granada bis Peru. 3000—4000 m. $^2/_3$ nat. Gr.

In der alpinen Region der temperirten Hochgebirge treten den allgemeinen Merkmalen der alpinen Vegetation solche hinzu, die auf die Kürze der Vegetationsperiode zurückzuführen sind. Dieselben zeigen sich am auffälligsten bei den dem Tiefland und den Höhen gemeinen Arten. So öffnen sich die Blüthen von Calluna, Parnassia, Gnaphalium dioicum, Gentiana germanica, Solidago virga aurea, Dianthus superbus auf den Hügeln im August, in der alpinen Region im Juli, obwohl die Vegetationszeit im letzteren Falle viel später eintritt.[2])

Die Frage, inwiefern die im Vorhergehenden zusammengestellten

---

[1]) Man vergleiche z. B. die Blüthen der Parnassia auf der Schynigen Platte und bei Interlaken.

[2]) Vgl. Sendtner l. c. S. 289.

Eigenthümlichkeiten der alpinen Gewächse als directe Wirkungen des Höhenklima zu betrachten sind, ist durch Versuche A. v. Kerner's und G. Bonnier's theilweise beanwortet worden, indem beide Forscher Culturen von Pflanzen der Niederungen im Höhenklima veranstalteten. Da die Versuche Bonnier's am meisten einwandfrei erscheinen, so sollen dieselben, obwohl von späterem Datum als diejenigen Kerner's, in den Vordergrund gestellt werden.

Die höchstgelegenen experimentellen Culturen Bonnier's wurden in den Alpen (aiguille de la Tour) bei 2300 m und in den Pyrenäen (Col de la Paloume) bei 2400 m angelegt; die Controlculturen im Tieflande befanden sich in der näheren und ferneren Umgebung von Paris sowie im Département du Gexs. Verschiedene Zwischenstufen bei 740, 1050 m (Chamounix) etc. wurden ebenfalls durch Culturen berücksichtigt. Bei jeder Versuchsreihe diente die gleiche, der Höhenstation entnommene Bodenart, und um individuellen Veränderungen vorzubeugen, kamen bei mehrjährigen Pflanzen vegetative Glieder desselben Stockes, bei Annuellen Samen desselben Stockes zur Verwendung. In sämmtlichen Culturen bedingte das Höhenklima Veränderungen der äusseren und inneren Structur, durch welche die Gewächse des Tieflandes einen mehr oder weniger ausgeprägten, aber stets deutlichen alpinen Habitus erhielten. Die unterirdischen Theile erhielten, wenigstens relativ, eine stärkere Entwickelung. Die Axen waren kürzer, mehr behaart, zeigten die Neigung, sich flach auszubreiten. Die Blätter waren kleiner, dicker, stärker behaart, chlorophyllreicher. Die Blüthen waren relativ, manchmal sogar (Solidago Virga aurea, Carduus defloratus, Teucrium Scorodonia) grösser als in der Niederung und intensiver gefärbt. Der histologische Bau zeigte eine ausgesprochene Zunahme der Schutzmittel gegen Wasserverlust: Dickere Cuticula, stärkere und frühere Korkbildung, Auftreten eines Hypoderms, Verlängerung der Palissaden und, nach den Figuren zu urtheilen, Reduction der Intercellularen. Doch soll, namentlich an der Oberseite, die Zahl der Spaltöffnungen eine Zunahme zeigen.



Fig. 410. Celmisia sessiliflora Hook. fil. Eine alpine Rosettenpflanze (Composite) Neu-Seelands. Nat. Gr.

Das Kurzbleiben der oberirdischen Sprosse bei den alpinen Ver-

suchspflanzen war mehr durch eine Reduction der Länge, als durch eine solche der Zahl der Internodien bedingt und am auffallendsten



Fig. 411. Dianthus glacialis. Alpen.

bei Helianthus tuberosus, dessen Knollen im Höhlenklima nur Blattrosetten, in den Culturen der Niederung hingegen normale hochstämmige Sprosse erzeugten. Im Allgemeinen jedoch waren die Veränderungen, wenn auch wohl ausgeprägt, doch weniger tiefgreifender Art. Typische Beispiele stellen Helianthemum vulgare (Fig. 414) und Leontodon Taraxacum (Fig. 413) dar.



Fig. 412. Alpine Andenflora. *1* Viola granulosa Wedd. *2* Viola pygmaea Poir. $^2/_3$ nat. Gr. Nach Weddell.

Der alpine Habitus wurde in Bonnier's Höhenculturen mit jedem Jahre stärker und verschwand bei Cultur in der Niederung nur im Laufe der Jahre. Das Höhenklima hat demnach ausser seinen unmittelbaren Wirkungen auch Nachwirkungen, in welchen die partielle Erblichkeit der alpinen Merkmale typischer Höhenpflanzen ihre Erklärung findet.



Fig. 413. Leontodon Taraxacum. *P* Tieflandcultur (ca. $^2/_5$ nat. Gr.). *M* Alpine Cultur (id.). *M′* Alpine Cultur. Nat. Gr. Nach Bonnier.

Als Beleg für die durch das Höhenklima verursachten, structurellen Veränderungen wurde Bonnier's Arbeit folgende Tabelle entnommen:

Trifolium repens.

In Cadéac (Tiefland) gepflanzte Hälfte.	Auf der Arbizonkette (Höhe) gepflanzte Hälfte.
Maximalgrösse 0,22 m. Blüthen wenig gedrängt, deren Stiel und Kelch ungefähr gleich lang.	Maximalgrösse 0,13 m. Blüthen dicht gedrängt (weniger zahlreich im Köpfchen), deren Stiellänge $^1/_3$ oder $^1/_4$ derjenigen des Kelchs erreicht.
Mittlere Länge der Köpfchenstiele 0,130 m.	Mittlere Länge der Köpfchenstiele 0,180 m.
Mittlere Länge der Blattstiele 0,015 m.	Mittlere Länge der Blattstiele 0,020 m.
Mittlere Breite der Blättchen 0,015 m.	Mittlere Breite der Blättchen 0,010 m.
Blätter im durchscheinenden Lichte hell grün (14 h des Chromometer).	Blätter im durchscheinenden Lichte dunkelgrün (14 e des Chromometer).
Blätter dünn.	Blätter dick ($^1/_5$ dicker als in Cadéac).
Blüthen weiss.	Blüten rosa.

Kerner's Versuche wurden durch Aussaat von Pflanzen der Ebene in seinem nahe der Kuppe des Blasers in Tirol (2195 m) befindlichen alpinen Garten angestellt und führten im Wesentlichen zu den gleichen Resultaten, wie diejenigen Bonnier's. Doch beobachtete er in manchen Fällen ein Kleinerwerden der Blüthen (z. B. bei Parnassia palustris), und die Zahl der letzteren war an den alpinen Exemplaren kleiner als an solchen des Tieflands. Trotz dieser letzteren Ergebnisse ist ähnlich wie bei den Versuchen Bonnier's auch hier auf Bevorzugung der Blüthenbildung zu schliessen, denn letztere trat relativ früher ein: „Während an Viola arvensis auf dem Versuchsbeet in Wien die Achselknospen der Laubblätter 1—6 unterdrückt waren und erst aus jenen des 7. und 8. Laubblatts Blüthen hervorgingen, entwickelten sich an derselben Art im alpinen Versuchsgarten schon aus der Achselknospe des 3. und 4. Laubblatts Blüthen.“

Kerner beobachtete bei vielen Pflanzen seiner Höhenculturen eine Verfärbung der vegetativen Organe in Folge partieller Zerstörung des Chlorophylls (z. B. bei Arabis procurrens, Digitalis ochroleuca, Geum urbanum, Orobus vernus etc.). Linum usitatissimum ging sogar anscheinend an völliger Zerstörung des Chlorophylls zu Grunde. Bei anderen Arten wurde die grüne Farbe der Laubsprosse durch reichliche Cyanophyllbildung verdeckt, so das in der Ebene nur röthlich angehauchte Bohnenkraut, welches im alpinen Garten tief rothbraun wurde und die in der Ebene rein grünen Arten von Sedum, Dracocephalum Ruyschiana, Leucanthemum vulgare, Lychnis Viscaria, Bergenia crassifolia, Potentilla tirolensis, die Spitzen von Gräsern etc.

Bonnier und Kerner stimmen darin überein, dass die Blüthen in ihren Höhenculturen meist eine intensivere Färbung besassen als in den parallelen Tieflandculturen. Ein



Fig. 414. Helianthemum vulgare. *a* im Tieflande, $^1/_2$ nat. Gr. *b* im Höhenklima, $^1/_2$ nat. Gr. *c* dasselbe wie *b*, aber nat. Gr. Nach Bonnier.

Unterschied ist nicht immer vorhanden, und wo letzteres der Fall, nicht immer sehr ausgeprägt. Am meisten fiel der fördernde Einfluss des Höhenklima auf die Pigmentbildung von Blüthen, die im Tiefland weiss sind, in den alpinen Culturen aber mehr oder weniger tief carminrothe Färbung erhielten, wie z. B. Libanotis montana, Trifolium repens. Unter den auch im Tiefland gefärbten Blüthen, die im Höhenklima dunkler werden, sind, nach Kerner, Agrostemma Githago, Campanula pusilla, Dianthus silvestris, Gypsophila repens, Lotus corniculatus, Saponaria ocymoides, Satureja hortensis, Taraxacum, Vicia Cracca und Vicia sepium auffallende Beispiele. Bonnier hat für eine Anzahl Blüthen die Unterschiede in einer farbigen Tafel veranschaulicht. Danach scheint die Verdunkelung gelber Blüthen auf der Bildung rothen oder violetten

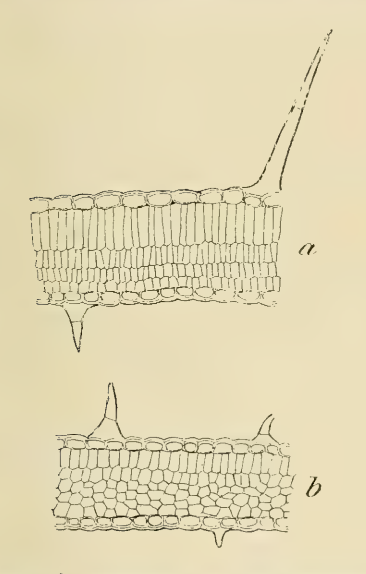


Fig. 415. Teucrium Scorodonia. Blattquerschnitt. *a* im Höhenklima. *b* im Tieflande. Nach Bonnier.

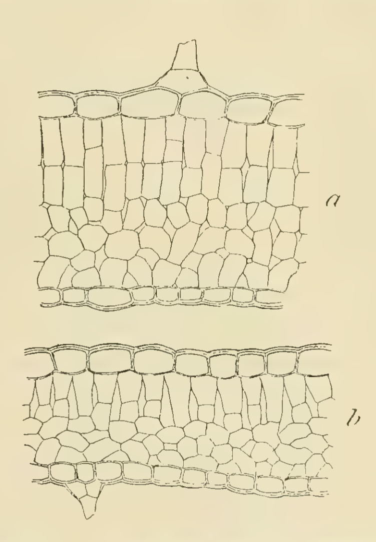


Fig. 416. Galeopsis tetrahit. Blattquerschnitt. *a* im Höhenklima. *b* im Tieflande. Nach Bonnier.

Farbstoffs, wohl gelösten Cyanophylls, wie bei den normal solchen enthaltenden rothen und blauen Blüthen, zu bestehen. Das gelbe Carotin dürfte also unbeeinflusst bleiben.

Die von Bonnier und Kerner festgestellten Erscheinungen lassen sich sämmtlich auf bekannte Factoren des Höhenklima zurückführen.

Das *Höhenlicht* wirkt durch seine grössere Intensität stärker hemmend auf das Wachsthum der Axen und Blätter als das Licht des Tieflands. Die grosse Lichtintensität bedingt auch die stärkere Entwickelung gewisser Pigmente, namentlich des Cyanophylls in den Blüthen und im Laub, während sie andererseits raschere Zer-

störung des Chlorophylls bewirkt. Der Reichthum des Höhenlichts an ultravioletten Strahlen fördert wahrscheinlich die Entwickelung der Blüthen.

Die trocknenden Eigenschaften des Höhenklima, bedingt durch die starke Insolation, die Luftverdünnung und die Luftbewegung, wirken zum Theil in gleicher Richtung wie das intensive Licht auf Entstehung und Wachsthum der Laubsprosse und Blüthen. Namentlich aber veranlassen sie die allen alpinen Pflanzen zukommende xerophile Structur der belaubten Theile und die ebenfalls bei Xerophyten gewöhnliche starke Entwickelung der Wurzeln.

Die niedere Temperatur, namentlich in der Nacht, hemmt das nächtliche Längenwachsthum. Ausserdem bedingt die Kälte des Wassers, dass die Pflanzen sehr nasser Standorte xerophilen Bau erhalten.

Weniger klar als die im Vorhergehenden behandelten sind die Wirkungen des Höhenklima auf verschiedene Vorgänge des Stoffwechsels. Bonnier hat Pflanzen aus seinen alpinen Culturen in subalpinen Stationen mit den in letzteren gewachsenen in Bezug auf ihre Kohlenstoffassimilation, Respiration und Transpiration verglichen. Es stellte sich heraus, dass gleiche Oberflächen der alpinen Stöcke mehr assimilirten und am Lichte mehr, im Dunklen aber weniger Wasserdampf abgaben, als solche der tieferen Stationen. Die Beziehungen zu den Frisch- und Trockengewichten wurden nicht festgestellt; ausserdem fehlt es an Angaben über die Stoffwechselvorgänge der alpinen Versuchspflanzen in alpiner Höhe. Die Befunde können auf die letzteren nicht angewendet werden.

Mit grösserer Sicherheit kann ein fördernder Einfluss der alpinen Höhe auf die Zuckerbildung der Blüthennektarien angenommen werden. So sind nach Bonnier und Flahault die Blüthen von Silene inflata, Isatis tinctoria, Euphrasia officinalis, Leontodon autumnalis u. a. zwischen 1500 und 1800 m ü. M. — einem Niveau, wo die Wirkungen des Höhenklima doch noch nicht sehr ausgeprägt sind —, nektarreicher als zwischen 200 und 500 m. Hermann Müller fand bei Platanthera bifolia im Tiefland den Sporn höchstens über $^1/_3$, in den Alpen oft weit über die Hälfte mit Nektar angefüllt.

Interessant ist in diesem Zusammenhang eine von Layens mitgetheilte Angabe aus der Bienenzuchtstatistik des Départements des Pyrénées Orientales, nach welcher letzteres 19829 Bienenstöcke besitzt, die ziemlich gleichmässig zwischen 0 und 1500 m vertheilt sind und die, nach Höhenzonen von 300 m eingetheilt, durchschnittlich folgenden Ertrag geben:

Höhe in m	Ertrag in kg
0— 300	3.06
300— 600	4.08
600— 900	5.00
900—1200	7.00
1200—1500	9.33

Angeblich soll auch das Aroma der Pflanzen, also ihr Gehalt an ätherischen Oelen, mit der Höhe zunehmen. Thatsächlich hat auch Bonnier eine Zunahme der Harz- und Oelbehälter in seinen alpinen Culturen festgestellt. Der aromatische Geruch des alpinen Heues wird oft und mit Recht betont. Doch scheint die Erscheinung nicht allgemein zu sein. So enthält die Flora der baumlosen Region auf Java keine einzige Pflanze mit aromatischen Blüthen, obwohl solche im Tiefland sehr häufig sind, und nur wenige mit aromatischen vegetativen Theilen (Gaultheria, Gnaphalium etc.). Die Früchte der alpinen Rubus- und Vaccinium-Arten sind, abgesehen von einem schwachen Gehalt an Säure, völlig geschmacklos, und das Gleiche gilt von den im oberen Theile der montanen Region cultivirten europäischen Bäumen, z. B. den Pflaumen, während die tropischen Früchte des Tieflands das intensivste Aroma besitzen.

Viele Eigenthümlichkeiten der alpinen Gewächse erscheinen, nach den eben geschilderten Versuchen und Beobachtungen, als directe, jedoch mehr oder weniger erblich gewordene Wirkungen des alpinen Klima und unsere Kenntnis der Elemente des letzteren erlaubt in vielen Fällen die einzelnen Ursachen zu erkennen. Für andere Erscheinungen können wir wohl den Nutzen, den sie gewähren, erkennen; es ist aber zur Zeit nicht möglich zu entscheiden, ob sie ebenfalls direct durch das Klima hervorgerufen werden oder ob sie das Resultat der Auslese zufälliger Variationen darstellen. So erscheint uns bei der Kürze der Vegetationszeit das immergrüne Laub sehr zweckmässig; welche Einflüsse die Annahme desselben bei Pflanzentypen, welche, wie die Weiden, sonst sommergrün sind, hervorriefen, bleibt unbekannt. Ebenso ist die frühere Entwickelung der Blüthen im Vergleich zum Tiefland physiologisch unaufgeklärt. Manche Erscheinungen sind sogar ökologisch noch räthselhaft, so die offenbar eine Anpassung an das alpine Klima darstellende Polsterform und der charakteristische Habitus der Krummholzbäume. In beiden Fällen erscheint ein Zusammenhang mit den heftigen Winden am wahrscheinlichsten. Starker Wind ist das einzige gemeinsame Merkmal der Standorte der Polsterpflanzen auf den Inseln der Südsee und in der alpinen Region und die Krummholzgestalten wiederholen sich oft an den freistehenden Bäumen und Sträuchern offener, windiger Meeresküsten.

§ 3. **Das Vorkommen alpiner Pflanzenarten in tieferen Regionen.** Die Flora der alpinen Region setzt sich überall zusammen 1. aus Arten, die ihr ganz eigenthümlich sind, 2. aus solchen, die auch in tieferen Höhenregionen und im Tiefland vorkommen. Die Pflanzen der letzteren Kategorie bieten besonderes Interesse, indem ihr Vorkommen an ungleichen Standorten auf die Existenzbedingungen im alpinen Klima manches Licht wirft, bezw. die gewonnenen Anschauungen bestätigt.

Die auf den alpinen Wiesen und Steppen des Hochgebirges vertretenen Arten der Grasflur des Tieflands zeigen sich so modificirt, dass

sie vielfach als Varietäten (Var. alpina) unterschieden werden. Solche alpinen Formen besitzen die Eigenthümlichkeiten, die wir als directe Wirkungen des Höhenklima kennen lernten.

Alpine Pflanzen, welche in der feuchten basalen und montanen Region auftreten, verraten durch ihre Standorte ihren ausgesprochen xerophilen Charakter. So kommen eine Anzahl der Gipfelpflanzen Java's in den unteren regenreichen Regionen vor, aber entweder als Epiphyten (z. B. Rhodendendron javanicum, retusum, Vaccinium polyanthum etc.) oder auf dem salzreichen Boden der Soltafaren.[1]) In Japan hat Mayr ebenfalls eine reiche Vegetation alpiner Gewächse in den Solfataren der tieferen Regionen beobachtet. Aus ähnlichem Grunde kommen manche alpinen Arten des Atlas auf dem Meeresstrande bei Algier, aber nicht in den Zwischenregionen vor.[2])

In den eben erwähnten Fällen liegt die Analogie in den Existenzbedingungen an verschiedenen Standorten in der erschwerten Wasserversorgung, welcher durch den Besitz xerophiler Eigenschaften vorgebeugt ist. Die Temperatur kommt nicht in Betracht, hingegen ist sie, neben der Xerophilie, ein Factor des Vorkommens vieler Pflanzen höherer Tieflandsbreiten im Hochgebirge niederer Breiten. So kommen auf den alpinen Höhen des tropischen Afrika mediterrane und südafrikanische Arten, auf denjenigen der nördlichen temperirten Zone polare Arten vor.

Das Vorkommen vieler polaren Pflanzenarten im temperirten Hochgebirge hat zur Annahme einer vollkommenen Analogie zwischen alpiner und arktischer Flora und zwischen alpinem und arktischem Klima in ihren Wirkungen auf das Pflanzenleben geführt. Doch hatte bereits H. Christ, der beste Kenner der europäischen alpinen Flora, gegen die Existenz einer so weitgehenden Uebereinstimmung protestirt, und G. Bonnier hat neuerdings, auf Grund sorgfältiger Untersuchungen, den Nachweis geliefert, dass die alpinen und arktischen Individuen derselben Art sich in ihrer Structur wesentlich von einander unterscheiden, so dass nur sehr plastische Arten gleichzeitig in beiden Klimaten existiren können. Die Unterschiede zwischen der arktischen Flora und der alpinen Flora der nordtemperirten Zonen sind daher nicht bloss auf historische, sondern in erster Linie auf gegenwärtig noch wirkende physiologische Ursachen zurückzuführen.

Mit dem polaren Klima theilt das alpine aller Breiten die grosse Lichtmenge und die niedere Lufttemperatur. Die Verhältnisse der Beleuchtung sind aber nicht identisch, indem es sich im ersterem Falle um

---

[1]) Vgl. S. 413.

[2]) Vgl. Battandier.

continuirlich schwache, im zweiten um unterbrochene intensive Beleuchtung handelt. Die niedere Lufttemperatur wird im alpinen Klima bei Sonnenschein durch intensive Bestrahlung in ihren Wirkungen auf das Pflanzenleben aufgehoben, im Schatten und in der Nacht aber verstärkt, während die polaren Pflanzen derartigen Wärmeschwankungen nicht ausgesetzt sind. Endlich ist die Gefahr des Wassermangels bei den alpinen Pflanzen vornehmlich, wenn auch indirekt, durch die Verdünnung der Luft, bei den polaren durch die Kälte des Bodens bedingt.

Den ungleichen physiologischen Wirkungen des alpinen und des polaren Klima entsprechen Unterschiede der äusseren und inneren Pflanzenstructur. So sind, nach Bonnier, die oberirdischen Theile von Salix polaris und Saxifraga oppositifolia in polaren Exemplaren schwächer entwickelt als in alpinen. Besonders charakteristisch ist aber für die polaren Gewächse, im Gegensatz zu den alpinen derselben Arten, der Besitz dickerer Blätter mit weniger differenzirter histologischer Structur und grösseren Intercellularen. Diese Eigenschaft der polaren Gewächse ist aber, wie bereits früher gezeigt wurde, der Einwirkung der ununterbrochenen schwachen Beleuchtung zuzuschreiben, während die intensive, aber unterbrochene Beleuchtung des alpinen Klimas niederer Breiten im Gegentheil die histologische Differenzirung der Blätter begünstigt.

§ 4. **Obere Grenze des Pflanzenlebens im Hochgebirge.** Die obere Grenze der Vegetation in den Hochgebirgen ist natürlich nach dem Klima verschieden und liegt in den Tropen im Allgemeinen höher als in den temperirten Zonen, wo bei gleicher Höhe die Temperatur tiefer liegt. Es erscheint nicht ausgeschlossen, dass niedere Kryptogamen auch die höchsten Gipfel bewohnen. H. Meyer fand einige Flechten noch auf dem Gipfel des Kilimandscharo (6010 m), und es ist wahrscheinlich, dass dieser Punkt keineswegs die oberste Grenze der Vegetation überhaupt darstellt. Namentlich dürften Bacterien noch höher steigen.

Viel leichter ist es, die oberste Grenze der Phanerogamenvegetation festzustellen. Der höchste bekannte Standort von Phanerogamen liegt nicht in den Tropen, sondern in West-Tibet, wo bei 5800 m Saussurea tridactyla (Fig. 417) noch wächst. Diese am höchsten hinaufgehende Blüthenpflanze besitzt nicht einmal in besonders hohem Maasse die alpine Tracht, indem ihre Axe sich zu der relativ beträchtlichen Höhe von ca. 15 cm über den Boden erhebt. Gegen Transpiration ist sie durch eine mächtige Hülle wolliger Haare geschützt. Die alpine Tracht kommt in höherem Grade einigen Arten derselben Gattung zu, die dieselben Gebirge wie S. tridactyla bewohnen, aber deren höch-

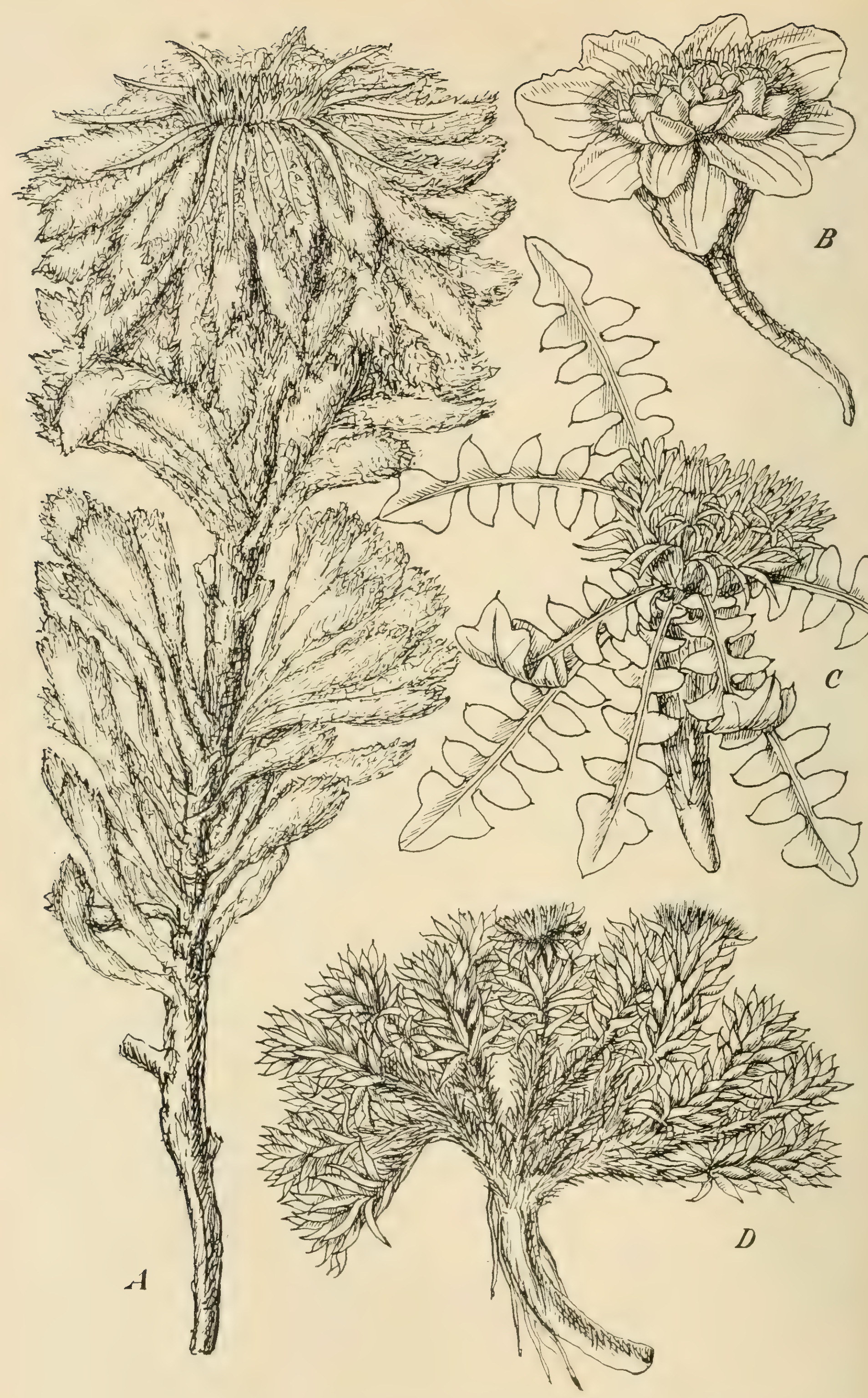


Fig. 417. Saussurea-Arten der alpinen Flora des westlichen Tibet. *A* Saussurea tridactyla 19 000′. *B* S. Thomsoni 17—18 000′. *C* S. Kunthiana 17—18 000′. *D* S. Wernerioides 17—18 000′. Nat. Gr. N. d. Nat. gez. v. M. Smith. Kgl. Herb. Kew.

sten Standort nicht erreichen, sondern zwischen 5000 und 5500 m wachsen (Fig. 417, B—D).

Die untere Grenze des ewigen Schnees bezeichnet keineswegs die obere Grenze des Pflanzenlebens, nicht einmal diejenige der Blüthenpflanzen, welche in vereinzelten Exemplaren, in den Schweizer-Alpen, noch bei ungefähr 4000 m auftreten.

Auswahl der Literatur.

Battandier. Quelques mots sur les causes de la localisation des espèces. Bulletin de la société botanique de France. 1887.

Bonnier, G. Cultures expérimentales dans les hautes altitudes. Comptes rendues de l'Acad. des sciences. 1890.

— Influence des hautes altitudes sur les fonctions des végétaux. Ibid.

— Etude expérimentale sur l'influence du climat alpin sur la végétation et les fonctions des plantes. Bulletin de la société botanique de France. 1888.

— Observations sur la Flore alpine d'Europe.

— Les plantes arctiques comparées aux mêmes espèces des Alpes et des Pyrénées. Revue Générale de botanique. Tome VI. 1894.

— Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin. Annales des sciences naturelles. 7e série. Tome XX.

— Cultures expérimentales dans les Alpes et les Pyrénées. Revue générale de botanique. Tome II.

Bonnier et Flahault. Observations sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques du milieu. Annales des sciences naturelles. VIe série. Tome VII. p. 93. 1879.

Christ, H. Das Pflanzenleben der Schweiz. Zürich 1879.

Dodel-Port, A. Farbenpracht und Grösse der Alpenblumen. Kosmos. Bd. I. 1879.

Heckel. Sur l'intensité des couleurs et les dimensions considérables des fleurs aux hautes altitudes. Bullet. de la soc. botan. de France. Tome XXX. 1883.

Keller. Die Blüthen alpiner Pflanzen, ihre Grösse und Farbenpracht. Basel 1887.

Kerner, A. v. Die Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden. Tageblatt d. 43. Vers. deutscher Naturforscher und Aerzte in Innsbruck. 1869.

— Pflanzenleben. 1. A. II. p. 501 f.

Layens. Elevage des abeilles. Paris 1876. p. 206—207.

Lazniewski, W. v. Beiträge zur Biologie der Alpenpflanzen. Flora. Bd. 82. 1896.

Lindman, C. A. M. Blüthen und Bestäubungseinrichtungen im skandinavischen Hochgebirge. Botan. Centralbl. Bd. XXX. 1887.

Lindman, C. A. M. Bidrag tell Kännedomen om Skandinaviska fjellväxternas blomning och befruktning. Bihang tell K. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar. Bd. XII. Afd. III. 1887.

Müller, Herm. Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben. Leipzig. 1881.

Sargnon. Causes du vif coloris que présentent les fleurs des hautes sommites alpines. Annales de la soc. botan. de Lyon. Tome VII.

Schimper, A. F. W. Ueber Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration, besonders in der Flora Java's. Sitzungsber. der Königl. preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Bd. XL. 1890.

Wagner, A. Zur Kenntnis des Blattbaues der Alpenpflanzen und dessen biologischer Bedeutung. Sitzungsber. der Wiener Akademie. Bd. CI. Abth. I. 1892.

III. Die Höhenregionen in den Tropen.

1. Allgemeines. Der temperirte Regenwald der montanen Region in regenreichen Gebieten. Alpine Region. Krummholz. Alpines Gesträuch. Alpine Steppe. Alpine Niederholzsavanne. **2. Die Regionen in Ost-Asien.** Regionen in West-Java: Der temperirte Regenwald. Krummholz. Alpine Savanne. Alpine Steppe. Regionen in Ost-Java: Temperirter Savannenwald von Casuarina. Alpine Steppe. Alpine Sonnen- und Schattenvegetation. Regionen am Kinabalu: Pandanenwald auf dem Lokon, Celebes. Temperirter Regenwald in der montanen Region auf Ceylon. Nilgiri. **3. Die Regionen im tropischen Afrika.** Der Kilimandscharo, nach Volkens. Xerophiler Charakter der basalen Region. Temperirter Regenwald in der montanen Region. Physiognomie und Flora der alpinen Steppen und Wüsten. **4. Die Regionen im tropischen Amerika.** Südamerikanische Cordillere. Temperirter Regenwald. Krummholz. Paramos. Frailejon. Puna. Mexico. Xerophiler Charakter der basalen Region im mittleren Mexico. Regenwälder. Sommerwälder (Laub- und Nadelwälder) in der montanen Region. Alpine Region. Küstengebirge Brasilien's. Itàtiaia. Serra do Picù.

1. Allgemeines.

Die basale Region tropischer Gebirge ist meist regenreicher als das benachbarte Tiefland und dementsprechend von Formationen bedeckt, welche in letzteren feuchte Standorte, namentlich das Irrigationsgebiet der Flüsse, bewohnen. Regenwälder sind hier sehr verbreitet und gelangen häufig zu grösster Üppigkeit.

Die montane Region hat am Aequator in ihren unteren Gürteln noch tropischen, aber nicht mehr äquatorialen, in der Nähe der Wendekreise von Anfang an temperirten Charakter. Der Unterschied zwischen dem äquatorialen Regenwald der basalen und dem tropischen der unteren montanen Region ist auf die systematische Zusammensetzung beschränkt. In den temperierten montanen Formationen hingegen tritt die niedrigere Temperatur auch in rein ökologischen Eigenthümlichkeiten des Pflanzenlebens zum Vorschein und verleiht den Formationen das Gepräge solcher höherer Breiten. So wird in der montanen Region feucht

tropischer Gebirge, bald bei geringerer, bald bei grösserer Höhe über dem Meere, der tropische Regenwald durch einen ähnlichen temperirten Regenwald ersetzt, wie wir ihn für die regenreichen Tiefländer Süd-Japan's, Neu-Seeland's und Süd-Chile's kennen lernten.

Die Bäume sind in demselben immergrün; sie entbehren stets der Plankengerüste und besitzen einen massiveren Wuchs, reichere Verzweigung, kleinere derbere Blätter als im tropischen Regenwalde. Die Lianen sind seltener und mehr dünnstämmig; die Epiphyten sind viel kleiner, meist krautig und weit mehr durch Kryptogamen (Moose und Farne) als durch Phanerogamen vertreten. Die ausserordentlich üppige Entwickelung der epiphytischen Moose übertrifft diejenige des temperirten Regenwaldes der Tiefländer und ist auf die in der montanen



Fig. 418. Alpine Savanne auf dem Gipfel des Pangerango, Java. Die grauen Bäumchen sind Anaphalis javanica. Nach einer Photographie von Herrn Dr. G. Karsten.

Region herrschenden Nebel zurückzuführen. Die Anwesenheit vieler nahe verwandter Pflanzentypen in den Regenwäldern der montanen Region tropischer Gebirge und des Tieflands höherer Breiten fügt der ökologischen die floristische Aehnlichkeit hinzu.

Der Uebergang der montanen in die alpine Region ist durch Abnahme der Baumgrösse und Reduction ihrer Laubmasse, welche allmählich ausgesprochene xerophile Structur erhält, gekennzeichnet. Die Stämme werden kürzer und relativ dicker, die Aeste länger, der ganze Wuchs wird unregelmässig, das charakteristische Bild des Krummholzes tritt zum Vorschein.

Auf die Krummholzwäldchen folgt oft ein xerophiler Gesträuchgürtel, dann herrscht die alpine Grasflur, ausser auf Felsen und Geröllen, wo Niederholz sich behauptet. Die Grasflur ist meist als alpine

Steppe ausgebildet; sie besteht aus Büscheln schmalblätteriger Gräser, deren Zwischenräume bald nackt, bald von Zwergsträuchern und Stauden eingenommen sind; das Auftreten von Zwergbäumen verleiht ihr zuweilen das Gepräge einer Niederholzsavanne. Nach oben wird, auf den höchsten Gipfeln, die Grasflur allmählich durch die alpine Wüste ersetzt. Graswuchs zeigt sich da beinahe nur noch in feuchten Oasen; Zwergsträucher und Polsterpflanzen bilden, durch weite Zwischenräume getrennt, die dürftige Vegetation. Einige Flechten stellen die letzten Spuren der Vegetation, so auf dem 6010 m hohen Gipfel des Kilimandscharo, dar.

Eine so reiche Gliederung der Gebirgsabhänge wie die eben geschilderte zeigt sich nur in regenreichen Gebieten. In trockenem Klima tritt der Wald erst in der montanen Region auf oder fehlt auch ganz, wie am Westabhang der Cordilleren, in Peru und Bolivien, wo die Regionen vom Meeresniveau bis zum ewigen Schnee eine Reihenfolge von Wüsten darstellen.

2. Die Regionen in Ost-Asien.

Die Hochgebirge des malayischen Archipels erreichen zwar nicht die Schneegrenze und ragen sogar meist nicht weit in die alpine Region hinauf. Sie zeigen aber dennoch eine Reihe wohl ausgeprägter Vegetationsstufen und sind für die Untersuchung der pflanzenphysiologischen Wirkungen des Höhenklima besonders instructiv, weil die tiefen Temperaturen und die Schneemassen, auf welche bei Darstellungen der alpinen Vegetation gewöhnlich das Hauptgewicht gelegt wird, ihnen fehlen.

Der tropische Regenwald geht an den Abhängen der Vulkane West-Java's zwischen 1500 und 2000 m allmählich in den temperirten über. Die Luft wird nasskalt, vom Winde getriebene Nebelmassen ziehen zwischen den Stämmen, und der prächtige Gesang eines nur den temperirten Regenwald bewohnenden Vogels, Muscicapa cantatrix, wird allenthalben vernehmbar. Die Laubmasse wird weniger dicht, die Laubblätter werden weniger gross, die Stützpfeiler verschwinden an den massiver gewordenen Stämmen, die Lianen und phanerogamischen Epiphyten nehmen immer mehr ab; wir treten in das Reich der Farne und Moose, namentlich der letzteren, ein. Sie beherrschen den Wald, namentlich in seinen oberen Theilen. Moose hängen in meterlangen Schleiern von den Baumästen und versperren nach allen Richtungen den Weg, andere überziehen die Stämme mit breiten und dicken Polstern, andere noch bilden auf dem Laube zarte spinnengewebeartige Netze oder dichte Filze. Sie verschonen nicht einmal die Kräuter, sondern ziehen festonenartig an ihren Stengeln empor und nehmen ihre zarten Blätter in

Beschlag. Wo das Auge sich wendet, sieht es nur Moose in zahlreichen mannigfaltigen Formen.[1])

Die unbedingte Herrschaft der Moose tritt erst im oberen Theile des temperirten Regenwaldes auf. Tiefer sind sie von anderen Epiphyten begleitet, jedoch nur von solchen niedrigen Wuchses. Es sind sämmtlich Arten, die ihre Nahrung von der durch die Nebel feucht gehaltenen Rinde schöpfen. Solche, die Wurzeln in den Boden treiben, wie sie im Tropenwalde so häufig sind, fehlen hier durchaus. In West-Java ist der grösste Epiphyt dieser Wälder Asplenium nidus; im unteren Theile der Region hängen seine Riesentrichter überall an Stämmen und Aesten (Fig. 139).



Fig. 419. Gesträuch von Anaphalis javanica auf dem Gipfel des Pangerango (ca. 3000 m). Java. Nach einer Photographie von Herrn Dr. G. Karsten.

Höchstens 200 m unter dem Gipfel (der Pangerango, die höhere der beiden Spitzen des Gedeh ist ca. 3000 m hoch) wird der einstweilen niedriger gewordene Hochwald durch Krummholzwäldchen ersetzt. Die Stämme der Zwergbäume, welche diese Wäldchen zusammensetzen, sind kurz und dick, schief oder sogar horizontal und treiben dicke, wenig verzweigte Aeste, die in schlangenartigen Windungen zu einem dichten Geflechte sich verwirren. Nur an ihren Enden tragen diese Aeste ein spärliches, lederartiges Laub, das über

[1]) Das grossartigste Beispiel eines solchen ganz bemoosten Waldes sah ich bei Argasari im Preanger.

dem Wäldchen als flaches, undichtes Dach sich ausbreitet. Starke Entwickelung des Holzes ist im Vergleiche zum Laube hier wie für jedes Krummholz charakteristisch.

Aralia, Myrsine avenis, Vaccinium floribundum (im temperirten Regenwald epiphytisch, hier im Boden wurzelnd), Dicalyx sessilifolia konnte ich im Astgewirr unterscheiden. Einzelne Zwergbäumchen von Anaphalis javanica und ein strauchiges grossblüthiges Hypericum erreichen das Laubdach nicht. Der Boden ist nur wenig bewachsen. Aus dem denselben bedeckenden mächtigen Lager vermodernder Blätter und Aeste erheben sich überall die roth und gelb gescheckten Blüthenstände von Balanophora elongata, einige Farne, eine zarte Orchidee (Thelymitra angustifolia), Ranunculus javanus, die schöne, auf dem Pangerango endemische Primula imperialis Jungh., einzelne Gräser und junge Brombeeren, während die knorrigen Stammbasen vielfach von der zierlichen Nertera depressa überzogen sind, namentlich aber dicke, triefend nasse Moospolster tragen.

Ueber dem Krummholz, den Gipfel beinahe ganz überziehend, tritt dichtes übermannshohes Gesträuch auf, mit kleinen, höchstens mittelgrossen durchaus xerophil gebauten Blättern. Ganz vereinzelt erheben sich aus dem Gesträuch kleine, knorrige, von Usneen behängte Bäume, deren meist schirmförmige Krone während meines Besuchs im December dicht von weissen Blüthen bedeckt war, Leptospermum floribundum (Fig. 421).



Fig. 420. Anaphalis javanica. Gipfel eines blühenden Sprosses mit stark eingerollten Blättern. Rechts nicht eingerolltes Blatt eines sterilen Sprosses. Nat. Gr. Gipfel des Gedeh, Java. 2900 m.

Vorherrschend unter den Sträuchern ist die wollige Anaphalis javanica, welche, gesellig wachsend, andere Holzpflanzen oft ganz ausschliesst (Fig. 419, 420). Häufig, aber zerstreut, zeigt sich das dicht beschuppte Rhododendron retusum, welches in Form der Blätter und in der Blüthengrösse an unsere Alpenrosen erinnert. Vorherrschend sind jedoch glattblätterige Sklerophyllen, zum Theil mit schwacher Neigung zur Succulenz (Myrsine avenis, Eurya glabra, Vaccinium varingiaefolium und floribundum,

Gaultheria punctata, Myrica javanica etc.). Auch einige Farnbäume von gedrungener Gestalt fehlen nicht.

Stellenweise ist das Gipfelgesträuch durch die alpine Steppe unterbrochen, in welcher schmalblätterige, niedrige Gräser, sammt Plantago Hasskarlii, Gaultheria repens und einem stark behaarten Racomitrium vorherrschen.

Im Osten Java's, wo im Gegensatz zum Westen, die trockene Jahreszeit sehr arm an Niederschlägen ist, finden wir eine wesentlich abweichende Reihenfolge der Regionen. Die basale ist zwar ebenfalls vom tropischen Regenwald eingenommen; derselbe ist aber weniger üppig als im Westen und zeigt im reichlicheren Laubfall in der Trockenzeit, Anklänge an den tropophilen Wald. Das Regenmaximum liegt hier in der basalen Region. In der montanen reichen die Niederschläge für den Regenwald nicht mehr hin; letzterer ist daher durch eine mehr xerophile Gehölzformation, den Tjemorowald, ersetzt. Casuarina montana Jungh., Tjemoro für die Malayen (Fig. 422, 423), ist der einzige Baum dieses Waldes, der als eigenartige Form dem Typus des Savannenwaldes angegliedert werden kann und, wie so häufig der letztere, stellenweise in ausgedehnte Savannen übergeht (z. B. auf dem Tengger und dem Plateau Djeng.). Nur die höchsten Gipfel ragen aus den Tjemoro-Wäldern und den Tjemoro-Savannen hervor, so der Widodarèn, die höchste der fünf Spitzen des erloschenen Vulcans Ardjuno.



Fig. 421. Leptospermum floribundum auf dem Gipfel des Pangerango, Java. Nach einer Photogr. von Herrn Dr. G. Karsten.

Der Tjemoro-Wald bedeckt die breiten Rippen der tiefgefurchten Flanken des Ardjuno; die engen Schluchten sind durch niederen Laubwald, vornehmlich von Quercus pruinosa, ausgefüllt. Mit solcher Zusammensetzung der Vegetation erstreckt sich die montane Region etwa von 1800 bis 2800 m ü. M.

Ein grösserer Contrast als zwischen dem in West-Java die entsprechende Höhenstufe einnehmenden temperirten Regenwald und

diesem xerophilen Tjemoro-Wald ist kaum denkbar. Von der im ersteren herrschenden Frondosität ist keine Rede mehr. Der Wald ist licht, schattenlos; die kleinen Bäume und Sträucher des Unterholzes (Anaphalis-Arten, Dodonaea montana, Albizzia montana) treten ganz zurück; Lianen fehlen. Die Epiphyten auf den Casuarinen sind auf einige zwerghafte Orchideen und ein kleines Acrostichum beschränkt; nur Usneen sind zahlreich und nehmen aufwärts immer mehr zu. Die Luft ist nicht feucht genug, nicht genügend von Nebel geschwängert, um die reiche Moosvegetation des temperirten Waldes West-Java's hervorzurufen. Die Bodenvegetation ist nicht zart und grossblätterig wie im Regenwalde, sondern derb belaubt wie diejenige eines deutschen lichten Kiefernwaldes. Auch systematisch hat die Flora nordtemperirten Charakter und erinnert an diejenige unserer lichtesten Gehölze.



Fig. 422. Casuarina montana Jungh. in der montanen Savanne, Tengger, Ost-Java, ca. 6000'. Nach einer Photographie von Herrn J. Kobus.

Vorherrschend fand ich in diesen Wäldern Festuca nubigena, die an unsere Euph. amygdaloides erinnernde Euphorbia Rothii, lockere Polster geruchloser Veilchen (Viola serpens u. a.), Plantago asiatica, kleine Doldenpflanzen (Pimpinella Pruatjan und javanica), kleine Gnaphalien, Valeriana javanica, Sonchus javanicus, Ranunculus prolifer, Galium javanicum, Alchemilla villosa, Wahlenbergia lavandulaefolia, Cynoglossum javanicum, Thalictrum javanicum, Agrimonia javanica (auf dem Tengger) und namentlich Pteris aquilina.

Bei etwa 2800 m hört der Wald auf. Die Casuarinen werden zwerghaft, knorrig, ihre Aeste sind zum grossen Theile abgestorben. Die Bäumchen von Quercus pruinosa und Vaccinium myrtoides nehmen Krummholzhabitus an, mit kurzen Stämmen, schlangenartig gewundenen Aesten und schirmförmiger Krone. Endlich hört der Baumwuchs gänzlich auf. Der Gipfel ist von einer alpinen Steppe bedeckt, deren kurzer, steifer Rasen büschelartig aus dem Boden hervorragt; die Zwischenräume sind theils nackt, theils von einem kriechenden hartblätterigen Zwergstrauch Leucopogon javanicus (Fig. 428), eingenommen. Einige Pflanzenarten aus dem Tjemoro-Wald zeigen sich noch hier,

jedoch in ganz veränderter, alpiner Tracht, mit stark verkürzten Stengeln und mächtigen Wurzeln, so Alchemilla villosa (Fig. 430) und Pimpinella



Fig. 423. Casuarina montana Jungh. Zweig mit Früchten. (1/2 nat. Gr.)

Pruatjan. Gnaphalium involucratum ist in ihrer zwerghaften alpinen Form kaum als specifisch identisch mit der stattlichen Pflanze der montanen

Region erkennbar (Fig. 429). Eine winzige Gentiana (G. quadrifida, Fig. 425) zeigt allein Annäherung an den sonst fehlenden Polstertypus. Steiniger Boden trägt buschige Zwergsträucher, mit dicker, rauher Borke, harten, ausgesprochen xerophil gebauten Blättern (Photinia integrifolia, Coprosma sundana, Vaccinium myrtoides, Fig. 424, 426, 427) und dichtwollig behaarte, stinkende holzige Gnaphalien (Anaphalis sp. nov.). Beinahe alle Gewächse waren zur Zeit meines Besuchs (Februar) von Blüthen reich bedeckt.

Die Gipfelvegetation der Hochgebirge Java's weist[1], trotz der mässigen Höhe der letzteren, die wesentlichen Eigenthümlichkeiten alpiner Vegetation auf; Verkümmerung des Baumwuchses unter Annahme der Krummholzgestalt und, mit wachsender Höhe, gänzliches Schwinden derselben; starke Verkürzung der Axen, Zunahme des Wurzelsystems, reiche Blüthenbildung, xerophile Structur.



Fig. 424. Photinia integrifolia. Alpiner Strauch. Gipfel des Widodarèn. 3330 m. Ost-Java. $^2/_3$ nat. Gr.

Die Baumgrenze liegt hier beträchtlich tiefer als auf vielen anderen tropischen Gebirgen. Dieser Umstand ist besonders lehrreich, indem er ihre Unabhängigkeit von tiefen Temperaturen ergiebt. Das Verkrüppeln der Bäume tritt gleichzeitig mit der Spaltung der Gebirgsmassen in Kegel auf und hängt mit der dadurch bedingten Zunahme der Luftbewegung zusammen. Um solche freien Kegel weht beinahe fortwährend ein starker Wind, dessen Wirkung auf die obersten Baumkrüppel in zahlreichen trockenen Aesten zum Vorschein kommt. Im Windschatten, so am Innenrande des alten Kraters des Pangerango, ist noch reicher, wenn auch niedriger Baumwuchs bei einer Höhe vorhanden, wo letzterer am windigen Aussenrande bereits ganz aufgehört hat. In deutlichster Weise zeigt sich hier die Abhängigkeit der Baumgrenze vom Winde.

Instructiv ist auf den Gipfeln Java's auch der Vergleich der Sonnen- und Schattenvegetation. Die erstere allein besitzt alpinen Habitus, denn sie allein ist den hier wirkenden Factoren des alpinen Klima ausgesetzt. Die verlangsamende Wirkung

des intensiven Sonnenlichts und der nächtlichen Radiation hört im Schatten der Felsen und Sträucher auf; die Luft ist hier ruhig und feucht, so dass die Transpiration in mässigen Grenzen verbleibt. Dementsprechend besitzen die Pflanzen geschützter Standorte viel mehr langgestreckte Axen und viel zarteres Laub als diejenigen der sonnigen. Wie gross der Unterschied werden kann, zeigen die in Fig. 425 abgebildeten Exemplare von Gentiana quadrifida, die ich auf dem Gipfel des Widodarèn an zwei dicht bei einander befindlichen, aber sehr ungleich beleuchteten Stellen fand.



Fig. 425. Alpine Flora Java's. Gentiana quadrifida. *1—2* an der Sonne, *3* im Schatten gewachsen. Gipfel des Widodarèn. Nat. Gr.

Ueber die Regionen auf den Hochgebirgen von Celebes sind wir nicht unterrichtet. Höchst eigenthümlich ist das Vorkommen eines dichten Pandanus-Waldes auf dem 1560 m hohen Gipfel des Lokon in Celebes (Fig. 431).

Als höchster Gipfel des malayischen Archipel erhebt sich der Kinabalu auf Borneo bis 13 698′ (4175 m) über das Niveau des benachbarten Meeres. Stapf hat auf Grund der vorhandenen Sammlungen und Notizen eine Schilderung seiner Vegetationsstufen gegeben, welcher das Folgende entnommen ist.

Der Fuss des Berges ist von Culturen und von jungem Walde auf früherem Culturboden bedeckt. Oberhalb dieses nirgendwo mehr von ursprünglicher Vegetation bedeckten Gürtels dehnt sich dichter typischer Regenwald bis 7000′ (2134 m) ü. M. Unterholz, Lianen, darunter viele Rotang-

palmen, Epiphyten, namentlich Rhododendren und Orchideen, treten hier massenhaft auf.

Oberhalb 7000′ ist der Wald nur auf einer schmalen Rippe untersucht worden, wo er starken Winden ausgesetzt und dementsprechend krummholzähnlich ist: „Die Bäume sind verkrüppelt, verkrümmt, verwittert, oft über den Weg gebogen. Stämme und Aeste sind von mehrere Zoll tiefen triefenden



Fig. 426. Alpine Sträucher Java's: Vaccinium myrtoides. Gipfel des Widodarèn. Nat. Gr.

Fig. 427. Alpine Sträucher Java's: Coprosma sundana. Gipfel des Widodarèn, ca. 3300 m. Nat. Gr.

Moospolstern und langen Bartflechten überzogen. Das Laub der Bäume und Sträucher ist oft dicht gedrängt an kurzen, dicken Aesten. Die Blätter, sitzend oder von kurzen dicken Stielen getragen, sind sehr lederartig, dunkelgrün, glatt, wenigstens oberseits, und glänzend. Sie zeigen grosse Neigung, rundliche oder ovale Form anzunehmen, und ihre gewöhnlich ganzen Ränder sind nicht selten gebogen." (S. 84.) Vorherrschend sind unter diesen Bäumchen Ericaceen (Rhododendron, Diplycosia, Vaccinium), sodann Eichen (Quercus Havilandii), Rubiaceen, Myrsinaceen, Coniferen (Podocarpus cupressina, Dacrydium elatum). Nepenthes-Arten spielen eine wichtige Rolle. Die systematische

Zusammensetzung zeigt nahe Beziehungen zu den temperirten Regenwäldern Neu-Seeland's und Japan's.

Oberhalb der Pakapaka-Höhle (10 450′) wird die Holzvegetation strauchartig und bedeckt nicht mehr die gewaltigen Felsmassen des Gipfels. An den höchsten Standorten ist der Habitus der Pflanzen ganz alpin, die Axen sind stark verkürzt, die Blätter klein, dicht gedrängt, sehr dick. Drei Zwergsträucher nur wurden zwischen 12 000′ und 13 000′ gesammelt (Symplocus buxifolia, Coprosma Hookeri, Drapetes ericoides, Fig. 432). Moorige Stellen sind von krautiger Vegetation bedeckt mit Arten von Ranunculus, Potentilla, Haloragis, Gentiana, Havilandia, Aletris (Boragin. nov. gen.) und einigen Cyperaceen. Eine ganz ähnliche Vegetation zeigt sich in den Felsspalten, hier wachsen auch zwei auf den Gipfel beschränkte Gräser, Deschampsia flexuosa var. und Agrotis canina var.



Fig. 428. Leucopogon javanicus. Gipfel des Widodarèn, Java. Nat. Gr.

Das Gebirgsmassiv Ceylon's zeigt an seinen westlichen, regenreichen Abhängen in der basalen Region tropischen, in der montanen temperirten Regenwald. Die Bäume in letzterem (vornehmlich Calophyllum- und Eugenia-Arten Fig. 433) haben massive Stämme und meist schirmförmige Kronen und sind habituell manchen Bäumen des südchilenischen Regenwalds ähnlich. Die Blätter sind ziemlich klein, glatt und glänzend. Plankengerüste an den Stämmen, die in der basalen Region sehr häufig sind, fehlen, die Lianen sind spärlich und dünn, die Epiphyten klein, zuerst Orchideen, oberwärts nur noch Moose. Den Gipfel des höchsten Berges, Mount Pidurutallagalla (2540 m), fand ich von einer Art Krummholz von knorrigen Rhododendron-Bäumchen bedeckt. Die Vegetation der trockeneren Ostabhänge ist mehr xerophil, im Uebrigen unbekannt.

Der Kamm der in einem höchsten Gipfel 2690 m erreichenden Nilgirikette trägt ausser dem Krummholz auch alpine Grasflur.

2. Die Regionen im tropischen Afrika.

Unter den afrikanischen Hochgebirgen ist, dank den Untersuchungen Volkens', der Kilimandscharo (6010 m) in Bezug auf seine Gliederung in Vegetationsstufen und auf den Charakter der letzteren, bei weitem am besten bekannt.

Die basale Region und der tropische Theil der montanen sind von relativ niedrigem, anscheinend tropophilem oder xerophilem Walde bedeckt.

Der temperirte Theil der montanen Region (1800 bezw. 1900 m bis 2600 bezw. 3000 m) ist viel feuchter und grossentheils von typischem temperirten Regenwalde bedeckt, wie aus folgender Schilderung Volkens' hervorgeht:

„Specifisch tropisch können wir ihn (den Wald) nicht nennen. Dazu fehlen die Palmen, die Lianen vor Allem. Nur eine einzige der letzteren ist mir vorgekommen, die bis in die höchsten Bäume klettert und aus deren Wipfeln bis armdicke Stämme, Tauen gleich, herniedersendet, und diese ist ein Vertreter der Gattung, zu der unsere heimische nordische Waldrebe gehört, die Clematis simensis. Noch andere Lianen kommen ja vor, aber es sind in der Mehrzahl krautig bleibende Cissus-Arten und Convolvulaceen, die nur das Unterholz durchwinden. Am höchsten klimmt noch die Begonia Meyeri Johannis empor, die prächtigste Schmuckpflanze des ganzen Waldes, denn, wenn sie blüht, ist das sonst einförmige Grün von Millionen weissen, in der Mitte gelben Tupfen durchsetzt, die oft dicht zusammengedrängt und dann einem schneeigen Laken vergleichbar von oben über tiefer stehendes Gesträuch herabfallen."



Fig. 429. Gnaphalium involucratum vom Ardjuno (Java). *1* Aus der montanen Casuarina-Region (ca. 2000 m). *2* Aus der alpinen Region (ca. 3300 m). $^2/_3$ nat. Gr.

„Der ganze Wald ruft in uns, wie schon von Höhnel hervorhebt, das Gefühl des Gedrückten und Altersschwachen hervor. Schlank aufstrebende, bis weit hinauf astfreie Bäume, die eine Höhe von mehr als 18 oder 20 m erreichen, fehlen am Südabhange des Kilimandscharo so gut wie ganz, am Nordabhange sind sie allein durch den bereits früher erwähnten Wachholder, Juniperus procera, vertreten. Wir sehen dafür vereinzelte Stämme, welche die Stärke unserer dicksten Eichen erreichen, meist zu Schefflera Volkensii, Agauria salicifolia oder Pasiodendron usambarense gehörig, die aber schon von Mannshöhe an sich zu verzweigen beginnen, so dass eine geschlossene, kugelige oder pyramidale Laubkrone entsteht. Dazwischen vertheilen sich solche mässigeren Umfanges, mannsdicke oder schenkelstarke, die mehr zum Lichte streben, sich zwar auch schon in geringer Höhe über dem Boden verästeln, aber eine grössere horizontale Ausbreitung der Krone erst gegen den Gipfel hin erfahren. Macaranga kilimandscharica, Melanodiscus oblongus, Ilex mitis, Dombeya leucoderma, Hagenia abyssinica gehören hierher. Alle haben, die milchsaftreiche Voacanga dichotoma ausgenommen, nur Blätter von mittlerer Grösse wie unsere Laubbäume und stehen nicht so dicht, dass sie schon allein den Durchblick auf weitere Ferne verhindern würden; dies geschieht nur, weil unter ihnen eine zweite niedrigere Staffel von Holzpflanzen zur Entwickelung gelangt. Theils sind das die jüngeren Exemplare jener ersten, die sich vielfach, ganz im Gegensatz zu ihrer späteren Erscheinung, durch ruthenförmigen, an Brombeerschosse erinnernden Wuchs auszeichnen, theils sind es besondere, den Schatten ertragende Arten, die 5—10 m erreichen und entweder von Grund auf oder nach Ausbildung eines armstarken und mannshohen Stammes lockere, wagerecht ausspreizende Seitenzweige treiben. Galiniera coffeoides, die von Bülow wohl für eine wilde Kaffeeart gehalten hat, Grumilea platyphylla und exserta, Urophyllum Holstii, Lasianthus kilimandscharicus, Halleria abyssinica, Clausena inaequalis, Olinia und Peddiea Volkensii, Cassine aethiopica sind Beispiele. Auffällige Bestandtheile dieser zweiten, niederen Staffel geben auch einige Pflanzen ab, deren Stamm nicht eigentlich verholzt, so die durch ihren gabelig sich ausgliedernden Wuchs



Fig. 430. Alchemilla villosa. Alpine Form. Gipfel des Widodarèn, 3330 m, Ost-Java. $^{4}/_{9}$ nat. Gr.

und Schopfblätter gekennzeichnete Dracaena usambarensis und die Baumfarne Cyathea Manniana und Aspidium Kiboschense. Letztere sind indessen, wie



Fig. 431. Pandanenwald auf dem Gipfel des Lokon (1560 m), Nord-Celebes. Nach einer Photographie von Herrn Prof. Kükenthal.

ich früher mittheilte, nur dem Westen eigen, von Kilema ab, und auch mehr auf den Rand der Bachläufe, überhaupt feuchtere Stellen, beschränkt."

„Eine dritte, ein bis drei Meter hohe Staffel bilden krautige Stauden, Piper capense, Euphorbia Engleri, Pycnostachys Volkensii und Meyeri, Fleurya



Fig. 432. Gipfelflora des Kinabalu auf Borneo, 12000—13000 Fuss. *A* Symplocos buxifolia Hk. f. (Styracaceae). *B* Drapetes ericoides Hk. f. (Thymelaeac.). *C* Coprosma Hookeri Stapf. Nat. Gr. Nach der Natur von M. Smith gez.

monticola, Claoxylon Volkensii, Pavonia kilimandscharica und schimperiana. Die stattlichste aller, wenn auch nicht besonders häufig, ist Lobelia Volkensii, ein Gewächs einer kleinen Palme gleich, aus deren endständiger Rosette arm-

lang herabhängender Blätter sich ein ährenförmiger, bis zwei Meter langer Blüthenstand erhebt. — Den Boden endlich bedeckt ein dichter grüner Teppich von Selaginellen, Farnen, Carex-Arten, Gräsern und Kräutern. Prächtig blühende



Fig. 433. Aus der Region des temperirten Regenwaldes auf Ceylon: Calophyllum eugenioides. Nach einer Photographie.

befinden sich unter diesen, so namentlich eine ganze Reihe von Balsaminen, Acanthaceen und Labiaten, in den verschiedensten Formen prangend, ein Veilchen, die Viola abyssinica, auch Knollen- und Zwiebelpflanzen, wie Haemanthus eurysiphon und Erd-Orchideen."

„Das Eigenthümliche des Waldes ist nach dem Geschilderten, dass er vom Boden an aus einer compacten Blätterfülle besteht, die nicht nur jeden



Fig. 434. Hochgebirgsgebüsch am Kilimandscharo: Senecio Johnstonii. 4063 m ü. M. Nach einer Photographie des Herrn Stuhlmann.

weiteren Durchblick und Aufblick verwehrt, sondern auch alle Achsentheile, die Zweige und Stämme fast vollständig verdeckt. Wir sehen Blätter unter



Fig. 435. Alpine Fora des Kilimandscharo: *1* Helichrysum Lentii, $^1/_2$ nat. Gr. *2* Blüthenstand. nat. Gr. (Herb. reg. Berol. Leg. Volkens.)

uns, neben uns, über uns, wo wir hinschauen, während in allen heimischen Wäldern doch neben dem Grün des Laubes auch die braunen, grauen und schwarzen Töne der Stämme und Aeste ihre Rolle spielen. Der ganze Raum, den der Wald einnimmt, ist ausgefüllt von in einander geschobenem, jahraus jahrein gleichmässig beblättertem Zweigwerk. Dazu kommt noch eine weitere Besonderheit, welche die Reisenden übereinstimmend hervorheben und die darum wohl als die auffallendste Erscheinung gelten kann. Ich meine die dicke Bedeckung fast aller Holzpflanzen mit kryptogamischen Schmarotzern. In bis meterlangen Schleiern sehen wir sie herabhängen, da als kugelige, kopfgrosse, Vogelnestern ähnliche Ballen den Zweigspitzen aufsitzen, da wie eine bauschige Hose jüngere aufrechte Aeste oder stärkere, horizontal gerichtete wie eine polsterartige Masse überziehen, die, um ein Bild von Holst zu gebrauchen, nach beiden Seiten überzulaufen droht. Flechten, Moose und Hymenophyllaceen sind es vor Allem, die ersteren mehr in der Höhe, wo Sonnenlicht sie trifft, die anderen unten im Schatten der Baumkronen. Bleich, fast weiss erscheinen die Flechten, die vom Winde hin- und hergewehten, herabwallenden Fahnen der Usnea barbata und das kugelige Haufwerk der Anaptychia leucomelaena, grün, in allen Abstufungen vom dunkelsten zum hellsten, die Moose, die strähnenartig niederhängende Pilotrichella imbricatula und die schwellenden Polster von Hypnum involvens, Dicranum Stuhlmanni, Neckera Hoehneliana und platyantha. An der Basis der Baumstämme, namentlich aller dickeren und oft bis zur Höhe von zehn und mehr Metern hinauf, gesellen sich zu den erwähnten Kryptogamen auch höhere Pflanzen, Farne, Bärlappe, vereinzelte Orchideen, Peperomien, Streptocarpus montanus und andere meist in solcher Fülle, dass von der als Unterlage dienenden Rinde auch kein Fleckchen hervorleuchtet.“ (l. c. S. 298—302.)



Fig. 436. Aus der alpinen Flora des Kilimandjaro. Protea Kilimandscharica Engl. 1/2 nat. Gr. Leg. Volkens. Kgl. Herb. Berlin.

Die alpine Region (2600 bezw. 3000 m bis zum Gipfel) ist in ihrem unteren Theile von einer Steppenformation bedeckt, welche Volkens folgendermaassen schildert:

„Von weitem und oben betrachtet scheint es eine geschlossene Grasnarbe zu sein, aber schon beim Darüberhinwegschreiten fühlt man, dass dies nicht der Fall ist. Die Grasbüsche sind isolirt, dicht zusammengedrängt

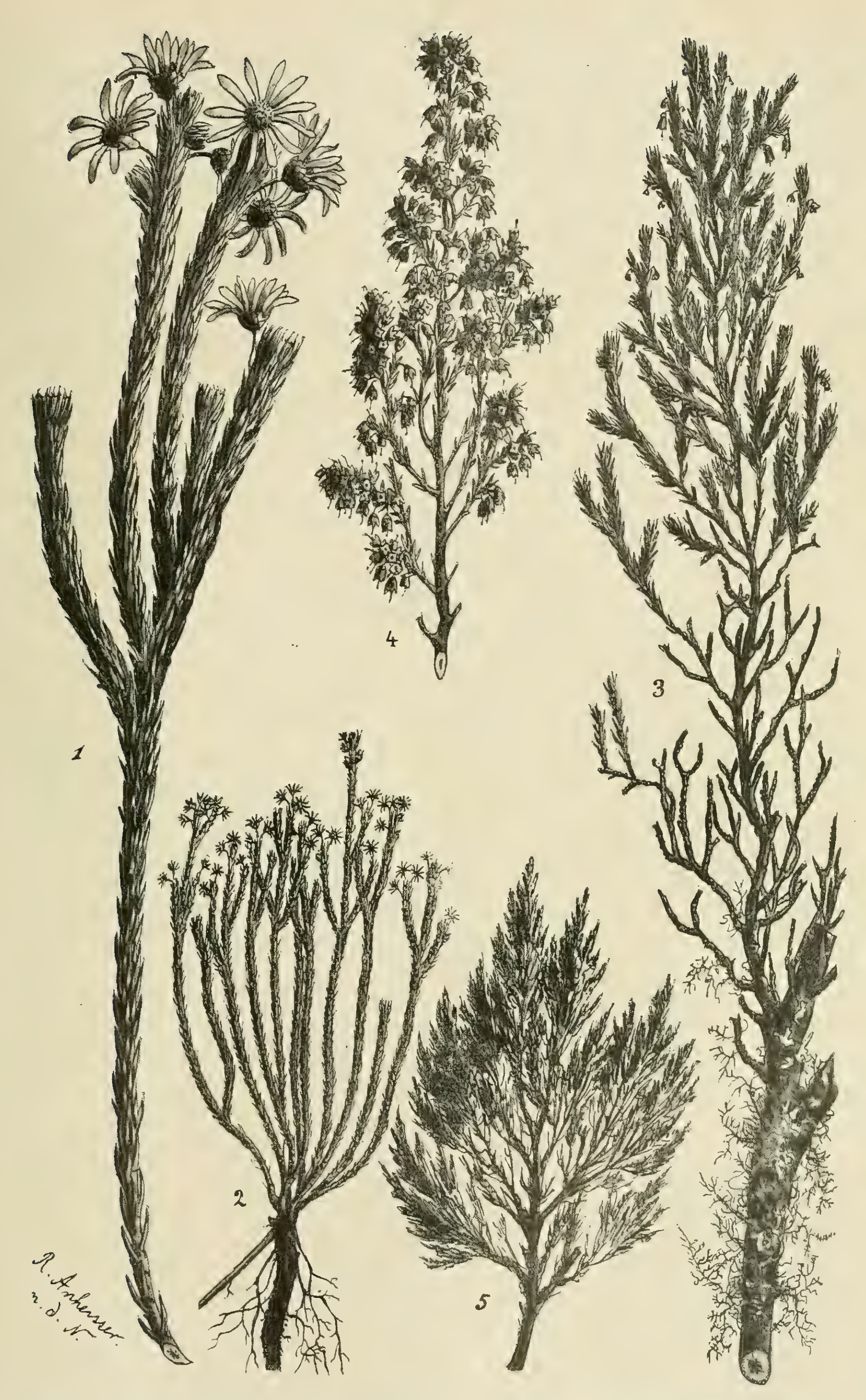


Fig. 437. Alpine Sträucher des Kilimandscharo. *1* Euryops dacrydioides Oliv., nat. Grösse. *2* Ganze Pflanze verkl. *3—4* Ericinella Mannii Hook, fil. *5* Dieselbe verkl. Herb. reg. Berol. Volkens leg.

freilich zunächst, zwischen ihnen bleibt indessen doch immer noch so viel Raum, um beim Gehen den Fuss umknicken zu lassen. Sehen wir uns die Grasbüsche näher an. Es sind faust- bis tellergrosse Polster, aus denen senkrechte oder im Bogen nach unten zurückfallende Blätter und darüber sich erhebende kniehohe, seltener bis brusthohe, im Winde sich wiegende Halme emporschiessen. Die meisten sind echte Gräser, das bei weitem häufigste, oft auf weite Strecken fast allein herrschende, ist Eragrostis olivacea; einzeln oder gewöhnlich in kleineren und grösseren Inseln eingesprengt finden sich Koeleria cristata, Trisetaria quinqueseta, Setaria aurea, Andropogon exotheca, Festuca abyssinica und Deschampsia caespitosa. Daneben aber vermissen wir auch Cyperaceen nicht, denn überall, streckenweise mehr oder weniger hervortretend, ragen zwischen den Rispen der Gräser auch die kugeligen Blüthenstände von Fimbristylis atrosanguinea, Cyperus Kersteni und Ficinia gracilis empor. Was aber ist zwischen den Grasbüschen, in dem Maschenwerk, das sie allseitig umspinnt, einem mäandrisch verschlungenen, aus Rillen gebildeten Flusssystem gleich, über das sich ihre Blätter schattenspendend hinwegneigen? In der Trockenzeit nackter Boden oder ein Filz von Moosen und Flechten, während und kurz nach den Regenzeiten ein Heer von Blüthenpflanzen, die jetzt im Bunde mit den Gräsern die Fläche in den schwellenden Teppich einer Alpenmatte verwandeln. Zuerst kommen wie überall die Zwiebeln und Knollen, die Monocotylen im Allgemeinen, Hypoxis angustifolia, unseren Gelbsternen ähnlich, die violette Romulea campanuloides, die fleischrothe Hesperantha Volkensii und Dierama pendula, das Knabenkraut Disa polygonoides, die blaue, einer Scilla vergleichbare Aristea alata und die winzige, im Anfang nur aus zwei fleischigen, kreisrunden, flach auf dem Boden liegenden Blättern bestehende Holothryx pleistodactyla. Später, oder auch mit ihnen, treten dann die dicotylen Kräuter auf, Swertia pumila und Sebaea brachyphylla, die Gentianen unserer Hochgebirge vertretend, eine niedliche Glockenblume, Wahlenbergia Oliveri, Lathyrus kilimandscharicus, Cerastium vulgatum, Lightfootia arabidifolia, Bartsia absyssinica und die Compositen, die an Habichtskräuter erinnernde Tolpis abyssinica und Conyza subscaposa. Die schönste von allen aber ist Helichrysum Meyeri Johannis (Fig. 435 d. verw. H. Lentii), denn zu Tausenden, so dass man sie mähen könnte, recken sich im August und September die silberig-purpurnen Blüthenköpfe dieser Immortelle über die Grasbüsche hinaus und streuen über deren helles Grün wie Schneeflocken schimmernde Sterne.“ (S. 311—312.)

Die wenigen auf der alpinen Savanne des Kilimandscharo vereinzelt wachsenden Bäume werden nur 5—8 m hoch; sie haben unregelmässigen Wuchs und sind meist von den Herbststürmen nach Südwesten geneigt. Viele von ihnen sind abgestorben. Ihre Aeste sind von Flechten, namentlich Usnea barbata, über und über behängt. Sie gehören nur wenigen Arten an: Agauria salicifolia, Erica arborea, Ericinella Mannii, im Norden auch Gnidia Volkensii. Zuweilen schliesst die Erica zu kleinen Hainen zusammen, in deren Schatten eine hygrophile Vegetation sich entwickelt.

Mit wachsender Höhe werden die Grasbüschel spärlicher. Dafür tritt auf den von grossen Blöcken besäten Lava- und Schutthalden eine lockere, verkrüppelte Gesträuchformation, welche Volkens nach der vorherrschenden

Art, Ericinella Manni (Fig. 437, 3, 4), Ericinella-Formation nennt. Bei 3600 m tritt ein neuer Strauch hinzu, der allmählich vorherrschend wird und sich über 4000 m erhebt, Euryops dacrydioides (Fig. 437, 1, 2). Mehr und mehr wird der Charakter wüstenartig: „Längst hat die Vegetation aufgehört auch nur fleckenweise im Zusammenhang zu sein. Von 4200 m an gehören oft schon ein oder mehrere Schritte dazu, um uns von einem einzelnen kaum handhohen Grasbüschel zu anderen blüthenerzeugenden Vertretern des Gewächsreiches zu bringen, denn wie winzige Tupfen nur sind sie über die steinigen oder sandigen Flächen gebreitet. Bei 4500 m endlich haben wir auch die letzten Vorposten erreicht, alle vereinzelt, im Schutze von Steinen kleine Polster bildend. Es sind zwei Gräser noch, Koeleria cristata und Danthonia trisetoides, sechs Körbchenblüthler Helichrysum Nervii und fruticosum, Senecio Telekii und Meyeri Johannis, Dianthoseris Schimperi, Carduus leptacanthus und ein Kreuzblüthler, die Arabis albida. Darüber hinaus herrschen, soweit trockene Stellen in Frage kommen, nur noch Flechten und Moose.“ (S. 315—316.)

Diese Wüste ist nicht ohne Oasen, kleine Mulden, in welchen sich Regen- bezw. Schneeschmelzwasser ansammelt und die von geschlossener Vegetationsdecke (Cyperaceen, Subularia monticola, Eriocaulon Volkensii, Crassula Vaillantii etc.) bedeckt sind. Die letzte Oase dieser Art wurde von Volkens bei 4500 m gesehen, nach Hans Meyer dürften diese Bildungen noch über 5000 m auftreten.

Die Schluchten bewahren länger eine etwas üppigere Vegetation. Die letzten krüppeligen Erica-Bäume verschwinden in denselben bei 2900 m, dafür tritt ein neues Charaktergewächs von ganz eigenartigem Habitus auf, der baumartige Senecio Johnstonii mit schwammigem, einfachem oder gabeligem Stamm, dessen Gipfel eine Rosette armlanger Blätter und einen meterhohen dichten Blüthenstand trägt. (Fig. 434.)

Am wenigsten trägt in dieser Region Senecio Johnstonii die alpine Tracht. Bemerkenswerth ist aber, dass habituell ähnliche Gewächse noch anderwärts das tropische Hochgebirge bewohnen. Denn ähnlich sind namentlich die Vellozien Brasilien's, einigermaassen auch die Espeletia-Arten der Cordilleren Venezuela's, über welche im Folgenden Näheres mitgetheilt ist. Im Uebrigen ist das Gepräge des alpinen Klima in deutlichster Weise der Vegetation aufgeprägt, namentlich im oberen Theile der Region, mit seinen Zwergpflanzen. Schutzmittel gegen Transpiration sind überall stark entwickelt, namentlich ist ein dichter Ueberzug von Wollhaaren häufig.

3. Die Regionen im tropischen Amerika.

Die äquatoriale Cordillere in Neu-Granada, Ecuador und Venezuela befindet sich mit ihrer basalen und montanen Region in sehr feuchtem Klima, so daß beide mit Regenwald, erstere mit tropischem, letztere mit temperirtem überzogen sind. Der temperirte Regenwald ist die Heimath der meisten Cinchonen. Die alpine Region setzt mit Krummholz und Gesträuch ein, besteht aber, bis zum ewigen Schnee, wesentlich aus Steppen, Paramos genannt, die bald baumlos sind, bald vereinzelte knorrige Zwergbäumchen

(Polylepis lanuginosa H. B. Kth. am Chimborazo) tragen. Weiter südlich, in Peru und Bolivien, sind die Wälder auf die regenreichen östlichen Abhänge beschränkt, während die westlichen von Wüsten und Halbwüsten bedeckt sind. Die hier sehr ausgedehnte alpine Region, die Puna, hat in ihrer ganzen Ausdehnung Wüstencharakter (Fig. 438).

Zwischen schmalblätterigen Gräsern und niedrigen Stauden erheben sich auf der Paramo-Steppe höchst eigenartige Compositen von stattlichem Wuchs, welche von den Eingeborenen den gemeinsamen Namen „Frailejon" erhalten haben, obwohl sie zu zwei Gattungen, Espeletia und Culcitium und zahlreichen Arten gehören. Ihre armlangen, schwertförmigen dicht behaarten Blätter bilden Rosetten, die bald dem Boden angedrückt sind, bald einen massiven, von abgestorbenen Blattbasen gepanzerten Stamm krönen.

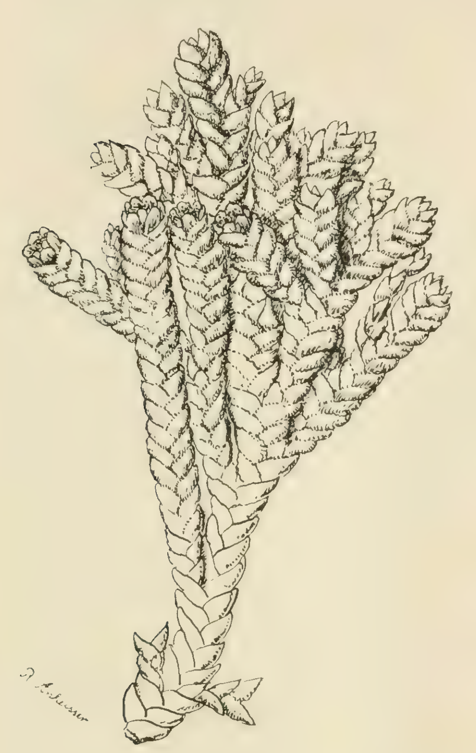


Fig. 439. Loricaria ferruginea Wedd. (Composit.). Im Niveau des ewigen Schnees, Neu-Granada und Ecuador. Nach Weddell.

Beim Uebergang der von häufigen Regen und Nebeln benetzten Paramos zu den trockenen Punas verschwinden derartige hohe Gewächse gänzlich. Die Landschaft wird vorwiegend von einem Grase, Stipa Jehu, beherrscht: „Diese Grasbüschel bilden den eigenthümlichen Vegetationscharakter des peru-bolivianischen Plateaus. Sie kommen unter 11—12000 Fuss ü. M. nur selten vor, messen 12 bis 18 Zoll im Durchmesser, sind meistens kreisrund, selten länglich, steif, dürr, bürstenförmig und fast immer in der Richtung des herrschenden Windes versandet, so dass nur ein Segment des Kreises vegetirt, und da auch dieses den grössten Theil des Jahres gelbgrau oder schwärzlich wie abgebrannt aussieht, so vermögen sie nicht, in dem monotonen Wüstensande eine wohlthuende Abwechselung hervorzubringen." (Tschudi.)

Die alpine Wüste der Punas ernährt jedoch ausserdem, namentlich auf ihren Steinfeldern, zahlreiche Zwergsträucher, die vorwiegend zu den Compositen gehören und natürlich ausgesprochen xerophil gebaut sind (Fig. 406). Rosettenpflanzen von typischer alpiner Tracht (Fig. 408, 409, 412, 440), namentlich aber Polsterpflanzen sind in grosser Mannigfaltigkeit vorhanden. Letztere werden oft über 50 cm hoch, wie die Arten der Umbelliferengattung Azorella (Fig. 441). Auch Verbenen und sogar Cacteen bilden mächtige Polster,



Fig. 438. In der bolivianischen Puna. Nach einer Photographie von Herrn G. Küppers-Loosen.

während am ewigen Schnee kleine Polster und sonstige Zwergformen von streng alpinem Habitus zur Alleinherrschaft gelangen (Fig. 408).

Tschudi entwirft vom Klima der Puna in Peru folgende Schilderung:



Fig. 440. Alpine Rosettenpflanzen der Paramos und Punas. *1* Carmelita formosa (Composit.) Chile. 3200 m. *2* Eryngium humile. Neu-Granada bis Ecuador. 2900—3700 m. *3* Calycera eryngioides. Chile. Alle nat. Gr. Nach Weddell.

„Kalte West- und Südwestwinde streichen fast das ganze Jahr von der beeisten Cordillere über die Fläche und bringen mit der Regelmässigkeit, wie dort, während vier Monaten täglich heftige Gewitterstürme, von Schnee-

gestöber begleitet. Der Mittelstand des Thermometers ist annäherungsweise während der kalten Jahreszeit, dem sogenannten Sommer (weil es selten schneit) des Nachts — 5° R., des Nachmittags + 9,7° R., im Winter sinkt die Quecksilbersäule selten unter den Gefrierpunkt und hält sich zwischen + 1 und 0° R., steigt aber am Mittag nur auf 7° R. Es ist übrigens fast unmöglich, die mittleren Temperaturen dieser Gegenden anzugeben, da sich oft in wenigen Stunden ein Wärmeunterschied von 18 bis 20° R. zeigt, der für den Wanderer auf diesen Höhen um so empfindlicher ist, da das Sinken der Temperatur gewöhnlich von scharfen, schneidenden Winden begleitet ist."

Der Ost- und Westabhang des mächtigen Hochlandes von Mexico gehören der basalen und der montanen Region an. Die alpine Region zeigt sich nur an den Vulcanen, z. B. dem 5452 m hohen Popocatepetl (Fig. 445) und dem 5550 m hohen Orizaba, die beide auf ihren Gipfeln ewigen Schnee tragen.



Fig. 441. Alpine Andenflora der Puna: Azorella diapensioides, sehr häufig in Peru und Bolivia. *1* Habitus, sehr verkleinert. *2* Ein blühender Ast. Nat. Gr. Nach Weddell.

Die basale Region ist nur im Süden (Chiapas) von zusammenhängendem tropischen Regenwald bedeckt; weiter nördlich ist der letztere auf feuchte Schluchten (barrancas) beschränkt, während xerophile Gehölzformationen, mit Cactaceen, baumförmigen Liliaceen, dornigen Acacien u. s. w. die heissen Abhänge beherrschen (Fig. 442 u. 443). Von ca. 1000 m an beginnt die niederschlagreiche montane Region, mit üppigen Regenwäldern, in welchen immergrüne Eichen die vorherrschenden Bäume sind. Weiter aufwärts nimmt der Wald, entsprechend der in dieser Breite schon ausgesprochenen Winterkälte den Charakter des temperirten Sommerwaldes an; die Eichen sind gegen Ende des Winters ganz unbelaubt. Von 2000 m an treten Coniferen auf und der oberste Waldgürtel ist ein Nadelwald mit eingesprengten sommergrünen Laubbäumen, wie Eichen, Erlen, Linden. Der temperirt-mesophile Charakter mit Winterruhe ist hier vollkommen entwickelt. Entsprechend der trocknenden Winterkälte fehlen die im unteren Theile der montanen Region massenhaft auftretenden Epiphyten (Fig. 444).

Am Pic von Orizaba ragen die Erlen noch etwas über den Coniferenwald hinaus. Eigentliches Krummholz scheint zu fehlen; seine Stelle wird einigermaassen durch die krüppelhaften Zwergbäume von Pinus Montezumae



Fig. 442. Silbergrube S. Miguel am pacifischen Abhang der Cordillere in Nord-Mexico. Cereus giganteus. Nach einer Photographie.

vertreten. Steppe und Gesträuch nehmen den unteren, Wüste den oberen Gürtel der alpinen Region ein.

Das Küstengebirge Brasilien's erreicht in seiner höchsten Erhebung, dem Itatiaia, nur 2712 m ü. M. Nichtsdestoweniger zeigt dasselbe eine reiche regionale Gliederung, die ich auf der unweit vom Itatiaia sich er-



Fig. 446. Aus der Flora der alpinen Savanne der Serra do Picù, Brasilien. *1* Baccharis aphylla.

hebenden Serra do Picù kennen lernte. Auf den typischen tropischen Regenwald der basalen Region folgt in der montanen Region der temperirte Regenwald. Letzterer besitzt nur wenige, dünnstämmige Lianen und ist sehr arm an Epiphyten; auch die Moose treten nicht massenhaft auf. Der obere Gürtel der montanen Region ist von einem beinahe reinen Bestand von



Fig. 443. Mexico: Basale Region des Ostabhangs des Orizaba, hinten St. Maria. Nolina recurvata (Liliaceae). Nach einer Photographie des Herrn Dr. G. Karsten.

Fig. 444. Platanenast mit Epiphyten bei Orizaba (Mexico). Montane Region (temper. Regenwald). Nach einer Photographie von Herrn Prof. Dr. E. Stahl.



Fig. 445. Der Popocatepetl. Im Vordergrund: Die Nadelwälder der oberen montanen Region. Nach einer Photographie.

Araucaria brasiliensis eingenommen. Der Gipfel ist von einer Savannenformation bedeckt, welche sowohl systematisch wie ökologisch mit den Campos des Inneren von Minas geraes nahe übereinstimmt, und als „Campo elevado“ bezeichnet wird. Neben den Gräsern herrschen hier blattlose und kleinblätterige Compositen vor (Fig. 446), Melastomataceen mit kleinen harten Blättern und eine wollig behaarte Malpighiacee (Banisteria campestris) zeigen sich allenthalben, stellenweise von einem knorrigen lederblätterigen Bäumchen (Eugenia sp.) begleitet. Eine andere Myrtacee, ein Psidium mit sehr aromatischer Frucht („Goyaba dos campos“) ist als Zwergstrauch entwickelt und nicht grösser als die umgebenden Stauden und Halbsträucher. Im Gegensatz zur montanen Region war hier zur Zeit meines Besuchs (December) Alles in voller Blüthe. Sämmtliche Gewächse dieser Gipfelflora besitzen ausgeprägte xerophile Structur, im Uebrigen aber, entsprechend der mässigen Erhebung, nur Andeutungen der alpinen Tracht.

Die alpine Camposvegetation der Gebirge des Innern Brasiliens ist stellenweise durch den Besitz von Vellozia-Arten ausgezeichnet, massiven, bis 2 m hohen Liliaceen, welche physiognomisch den „Frailejon“ der Paramos vertreten. Wie letztere besitzen die Vellozien dicke, einfache oder gabelig verzweigte Stämme, die von abgestorbenen Blattbasen beschuppt sind und Rosetten langer derber Blätter. Prächtige grosse Blüthen machen diese Gewächse, trotz ihrer schwerfälligen Tracht, zu den grössten Zierden der brasilianischen Gebirgsflora.

Auswahl der Literatur.

Engler, A. Ueber die Hochgebirgsflora des tropischen Afrika. Abhandl. der Königl. preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin vom Jahre 1891.

Goebel, K. Die Vegetation der venezolanischen Paramos. Pflanzenbiologische Schilderungen. Thl. II. 1891.

Junghuhn, Fr. Java, Pflanzendecke und innere Bauart. Uebersetzt von Hasskarl. Bd. I. 1852.

Kurz, S. Preliminary report on the forest and other vegetation of Pegu. Calcutta 1875.

Liebmann, Fr. Eine pflanzengeographische Schilderung des Vulcans Orizaba. Botanische Zeitung 1844.

Meyen. Pflanzengeographie. 1836.

Schimper, A. F. W. Die Gebirgswälder Java's. Forstlich-naturwissenschaftliche Zeitschrift. II. Jahrg. 1893.

Schwacke, W. Ein Ausflug nach der Serra de Caparaó (Staat Minas. Brasilien). Engler's Jahrb. Bd. XII. Beiblatt 28.

Sievers, W. Venezuela. 1888. S. 128—170.

Stapf, O. On the flora of Mount Kina balu in North Borneo. The Transactions of the Linnean Society. Vol. IX. 1894.

Volkens, G. Klima und Vegetation des Kilimandscharo. S. A. aus Volkens, Der Kilimandscharo. Berlin 1897.

IV. Die Höhenregionen in den temperirten Zonen.

1. Regionen in den tropenähnlichen warmtemperirten Gebieten. § 1. Central-Asien. Himalaya. Regenwälder in Sikkim, Sommerwald im westlichen Himalaya, Pamir. Tibet. Regionen im Nan-Schan-Gebirge nach Prschewalski. Alpine Wiesen. Geröllwüste. Kwenlun-Wälder am Dschachar. Das tibetanische Plateau. — § 2. Neu-Seeland. Montane Region: Xerophile Gehölze. Buchenwald. Vegetation trockener Triften. Alpine Region: Krummholz. Alpine Steinwüste. Polsterpflanzen. — § 3. Afrika: Natal. Regionen nach Thode. — § 4: Süd-Amerika. Argentinische Cordillere. Süd-Chile. **2. Regionen in den Gebieten mit Winterregen.** § 1. Mediterranländer. Libanon. Atlas. Sierra Nevada. Mt. Ventoux. Apennin. Aetna. Süd-macedonische Gebirge. Athos. Canaren. Lorbeerwald in der montanen Region der Canaren. — § 2. Amerika. Californien. Chile. **3. Regionen in den kalttemperirten Gürteln.** — § 1. Die Schweiz. Wälder der basalen und montanen Region. Alpine Region. Krummholz. Rhododendron. Gesträuch. Alpine Grasfluren. Felsenflora. Flora und Klima des Theodul-Pass. — § 2. Tabellen. Regionen in der Tatra; in den Pyrenäen; im Kaukasus; im Tien-Schan; am Altaï; am Ontake; in den White Mountains; in den Rocky mountains; im Feuerland.

Die Regionen der Vegetation zeigen wesentliche ökologische Unterschiede in den kalten und in den warmen Gürteln der temperirten Zonen und in letzteren wiederum ungleichen Charakter, wenigstens in den unteren Theilen, je nachdem das Klima tropenähnlich ist, d. h. mit Sommerregen bezw. mit Regen zu allen Jahreszeiten oder durch sommerliche Trockenheit und nasse Winter ein eigenartiges Gepräge besitzt.

1. Regionen in den tropenähnlichen warmtemperirten Gebieten.

§ 1. **Central-Asien.** In tropenartigem, regenreichem Klima erhebt sich der Südabhang des östlichen Himalaya. In Sikkim bedeckt Regenwald, unten von noch rein tropischem, oben von temperirtem Charakter die Berghänge bis 7400 Fuss. Dann macht sich die Ent-

fernung vom Wendekreise geltend. Der oberste Waldgürtel ist tropophil; während des Winters verlieren viele Bäume (Eichen,



Fig. 447. Aus dem temperirten Regenwald des östlichen Himalaya (montane Region ca. 8000 Fuss) bei Darjeeling. Nach einem Aquarell von Lady Brandis.

Birken etc.) ihre Blätter. Auch der systematische Charakter ist kalttemperirt.

Der westliche Theil des Himalaya[1]) ist gleichzeitig nördlicher als der östliche gelegen und zeigt schon an seiner Basis, wo Shorea robusta, der Salbaum, den Wald beherrscht, die erste Andeutung von



Fig. 448. Abies Webbiana Lindl. und Acer caesium im nordwestlichen Himalaya. Nach einem Aquarell von Lady Brandis.

Winterruhe welche natürlich bergaufwärts zunimmt. Das Klima ist ausserdem viel trockener als im Osten und verleiht der Vegetation

[1]) Brandis l. c.

einen mehr xerophilen Charakter; echte Regenwälder kommen hier nicht vor.

Bei ca. 900 m wird der bisher noch tropische Charakter der Vegetation warmtemperirt und zeigt einige Anklänge an das mediterrane



Fig. 449. Wüstenvegetation im Alitschur-Pamir. Nach einer Photographie des Herrn Lieutenant Kaznakoff.



Fig. 450. Kudara im Thale Kudara. Nach einer Photographie des Herrn Lieutenant Kaznakoff.

Hartlaubgebiet (Rhus cotinus, Celtis australis), mehr jedoch an die klimatisch ähnlicheren Gebiete des warmtemperirten China und Japan (Rhus succedanea, semialata, Cornus macrophylla etc.). Eine grosse Rolle als Waldbäume spielen in diesem warmtemperirten Gürtel Pinus longifolia und, oberwärts, eine immergrüne Eiche, Quercus incana.

Bei 2100 m nimmt der Wald tropophilen Charakter an; hier herrschen kalttemperirte Nadel- und Laubbäume mit ausgeprägter Winterruhe. Unter den Nadelbäumen ragen Cedrus Deodara, Abies Webbiana



Fig. 451. Pamir: Thal am Kainde-Se. Juniperus sp. Nach einer Photographie des Herrn Lieutenant Kaznakoff.

(Fig. 446) und die auch auf den Gebirgen Macedonien's vorkommende Pinus excelsa durch hohen Wuchs und Häufigkeit hervor. Die Laubbäume sind theils immergrüne Eichen (Q. semecarpifolia, dilatata),



Fig. 452. Pamir: Jagatch-Kurgan. Nach einer Photographie des Herrn Lieutenant Kaznakoff.

theils verschiedenartige sommergrüne Bäume, die meistens mit europäischen und asiatischen übereinstimmen (Prunus padus, Juglans regia, Aesculus indica, Arten von Acer, Ulmus, Carpinus, Alnus,

Fraxinus, Salix etc.). Betula Bhojpattra bildet bei 3660 m die Baumgrenze. Da die Schneelinie bei 3900 m liegt, so ist für die eigentliche alpine Region nur wenig Raum vorhanden. Hier wachsen strauchige



Fig. 453. Vegetation am See Karakul. Eurotia sp. Nach einer Photographie des Herrn Lieutenant Kaznakoff.

Rhododendron (Rh. Anthopogon und lepidotum) und boreale Stauden (Ranunculaceen etc.). Ueber die alpinen Formationen des Himalaya ist übrigens nichts bekannt.



Fig. 454. Pamir: Fluss Schach-Dara. Nach einer Photographie des Herrn Lieutenant Kaznakoff.

Im Nordosten grenzt das Himalaya-Gebirge an das gewaltige Hochland des Pamir, wo es mit den anderen hohen Gebirgen Central-Asiens zusammentrifft: Karakorum, Hindukusch, Kuen-Lün und Tienschau.

Das Pamir bildet ein ungefähr rechteckiges, ausser im Westen im Durchschnitt ca. 3800 m hohes, durchweg über der Baumgrenze gelegenes gebirgiges Gebiet, wo die höchsten Gipfel sich zu 7000 m erheben. Näher sind wir über die Pflanzenformationen nicht unterrichtet. Unsere Bilder zeigen, dass die einen beträchtlichen Theil des Landes bildenden flachen Thäler Wüstencharakter besitzen, indem die einzelnen Pflanzen durch grosse Zwischenräume von einander getrennt wachsen; weite Landschaften besitzen Steppencharakter. Unsere Figur 454 zeigt die Ufer des Flusses Schach-Dara, eines Nebenflusses des Pändsch, von dichtem Gebüsch umsäumt. Noch üppiger ist die Vegetation am westlichen Abfall des Hochlands, im Schugnan, wo unterhalb 7000 m der Baumwuchs auftritt (Fig. 455).



Fig. 455. Schugnan, Ufer eines unbenannten kleinen Flusses. Nach einer Photographie des Herrn Lieutenant Kaznakoff.

Der mittlere und südliche Gürtel des Nan-Schan[1]) im nordöstlichen Tibet besteht, nach Prschewalski, aus Löss, Kiesel, zuweilen Granitkies und trägt an seinen unteren Abhängen Wüstencharakter (Kalidium gracile, Reaumuria songarica, R. trigyna, Lasiagrostis splendens etc.). Nur die Ränder der Bäche tragen dichtes Gesträuch (Hedysarum multijugum, Nitraria Schoberi, Comarum Salessowii, Caryopteris mongolica, Hippophae etc.) mit Gräsern (Hordeum pratense, Triticum strigosum etc.) und Kräutern (Potentilla bifurca, P. dealbata, Calimeris alyssoides, Adenophora Gmelini, Rheum spiciforme var. etc.).

Bei 3300 m fängt die alpine Region an, in welcher drei Stufen erkennbar sind: 1) die Alpenwiesen; 2) die Geröllwüste; 3) der ewige Schnee.

---

[1]) l. c. S. 68 u. f.

Die Alpenwiesen liegen im Allgemeinen zwischen 3300 und 3900 m und besitzen eine mannigfaltige Vegetation (Oxytropis falcata, kansuensis, strobilacea u. a., Astragalus-Arten; Gentiana decumbens, prostrata, tenella; Ranunculus affinis; Potentilla multifida, fruticosa;



Fig. 456. Tibet: Ein Thal im Kuen-Lün-Gebirge. Nach Piertzow.

Allium strobilaceum; Pedicularis labellata; Polygonum viviparum; Taraxacum glabrum; Carex ustulata etc.).

In der Steinwüste, welche im Allgemeinen bei 3780 bis 4110 m beginnt, ist die Vegetation äusserst dürftig (Saxifraga sp.; Saussurea sorocephala; Pyrethrum sp.; Thylacospermum sp.). Diese Steinwüste hört bei 4400 m auf, wo der ewige Schnee beginnt.

Die Kuen-Lün-Gebirge (Fig. 456) besitzen, nach Prschewalski's

Schilderungen zu urtheilen, ähnlichen Charakter wie der etwas weiter nördlich gelegene Nan-Schan. Doch ist das im östlichen Theile des Kuen-Lün-Systems gelegene hohe Dschachar [1])-Gebirge vegetationsreicher Hier sind die Abhänge bis 3000 m von Wald bewachsen (Abies Schrenkiana, Betula Bhojpattra, Juniperus Pseudo-Sabina, Populus tremula, Sorbus aucuparia). Die alpine Region (3450 bis 4500 m) ist unterwärts von alpinem Gesträuch eingenommen (Rhododendron capitatum, Rh. Prschewalskii, Caragana jubata, Arten von Rubus, Ribes, Salix, Potentilla fruticosa). Dem Gesträuch folgt nach oben die alpine Wiese (Arten von Astragalus, Oxytropis, verschiedene Umbelliferen, Meconopsis racemosa, M. quintuplinervia, Caltha palustris, Trollius pumilus, Corydalis-Arten, Iris ensata, Polygonum viviparum, Anemone micrantha, Primula farinosa, Rheum pumilum etc.). Die obersten Pflanzen haben nur 2—5 cm Höhe. Auch hier folgt auf die Wiesen nach oben die alpine Steinwüste.

Noch reicher ist, bei übrigens ähnlichem Charakter, die Vegetation am Tetung-Gol (102° W., 37° N.).

Das tibetanische Plateau ist äusserst dürftig bewachsen. Prschewalski, welcher dasselbe allerdings nur im Herbst und Winter kennen lernte, fand dasselbe baumlos; eine 15 cm hohe Hippophaë war der höchste Strauch, während die übrigen Sträucher (Potentilla sp., Reaumuria sp.) auf dem Boden krochen; sandiger Boden trug einigen Graswuchs.

§ 2. **Neu-Seeland**. Aus der südlichen Hemisphäre mag hier die Gebirgsflora Neu-Seelands und zwar diejenige der trockenen Osthälfte der Süd-Insel, an der Hand der von Herrn L. Cockayne hergestellten Photographieen, eingehendere Behandlung erfahren. [2])

Während im feuchten westlichen Theile der Insel der temperirte Regenwald in die montane Region hinaufsteigt und erst im oberen Theil der letzteren durch tropophilen Buchenwald abgelöst wird, herrscht im östlichen Theile die Steppe vor. Sie bedeckt auf steinigem Boden durch xerophiles Gesträuch unterbrochen, die Thalsohlen und Abhänge (Fig. 457). Erst im oberen Theil der montanen Region, zwischen 600 und 1000 m zeigt sich an geschützten, feuchten Stellen hochstämmiger Buchenwald (Fig. 458—460). Derselbe ist wohl immergrün, aber dennoch von tropophilem Charakter. Das Unterholz fehlt oder ist durch Buchensämlinge vertreten; die Stämme tragen nur einige Flechten und Moose (Fig. 459). Nur an den Rändern der Gewässer wird die Vegetation etwas üppiger, ohne jedoch diejenige unserer mitteleuropäischen Regenwälder zu übertreffen (Fig. 458). Lianen und höhere Epiphyten fehlen durchaus.

[1]) Prschewalski l. c. S. 216 u. f.

[2]) Vgl. darüber auch Diels l. c.



Fig. 457. Unterer Theil der montanen Region Neu-Seelands (Süd-Insel). Im Vordergrund Gesträuch von Veronica Traversii in Blüthe. Hinten das Craigieburn-Gebirge, von Wiesen überzogen, auf dem höchsten Abhange rechts sind Buchenwälder. Nach einer Photographie von Herrn L. Cockayne.

An den exponirten Stellen herrschen in diesem oberen Theile der Region trockene, steinige Gefilde[1]), die bald mageren Steppencharakter aufweisen, bald in grossen Zwischenräumen dorniges Gesträuch und spärliches Gras, namentlich aber höchst eigenartige Xerophyten, Arten von Aciphyllum und Celmisia, ernähren. Die Aciphyllen (Fig. 462) sind Umbelliferen, welche aus rübenförmigem Wurzelstock eine kugelige Masse dicht gedrängter, fester, schwertförmiger Blätter entwickeln. Die Celmisien (Fig. 463) sind grasartige Compositen, deren Blattstructur auffallende Aehnlichkeit mit Steppengräsern aufweist. Nicht



Fig. 458. Das Innere des Buchenwaldes in der montanen Region der Süd-Insel, Neu-Seeland. Nach einer Photographie von Herrn L. Cockayne.

minder merkwürdig ist das Auftreten in dieser Formation ericoider Gestalten bei Gattungen, wo man solche nicht erwarten würde, nämlich bei Veronica cupressoides (Fig. 461) und Senecio cassinioides. Alle diese vom systematischen Typus abweichende Formen sind Producte des trockenen Klima; dass sie aus normal gestalteten Ahnen hervorgingen zeigt der Umstand, dass nach Cockayne Veronica cupressoides und Senecio cassinioides abweichend gestaltete Primordialblätter entwickeln[2])

[1]) Von Diels als Triften bezeichnet.

[2]) Nach Diels.

und dass es sogar Göbel gelungen ist, durch Cultur der ersteren Art in feuchter Luft breite Blattspreiten zu erzielen.

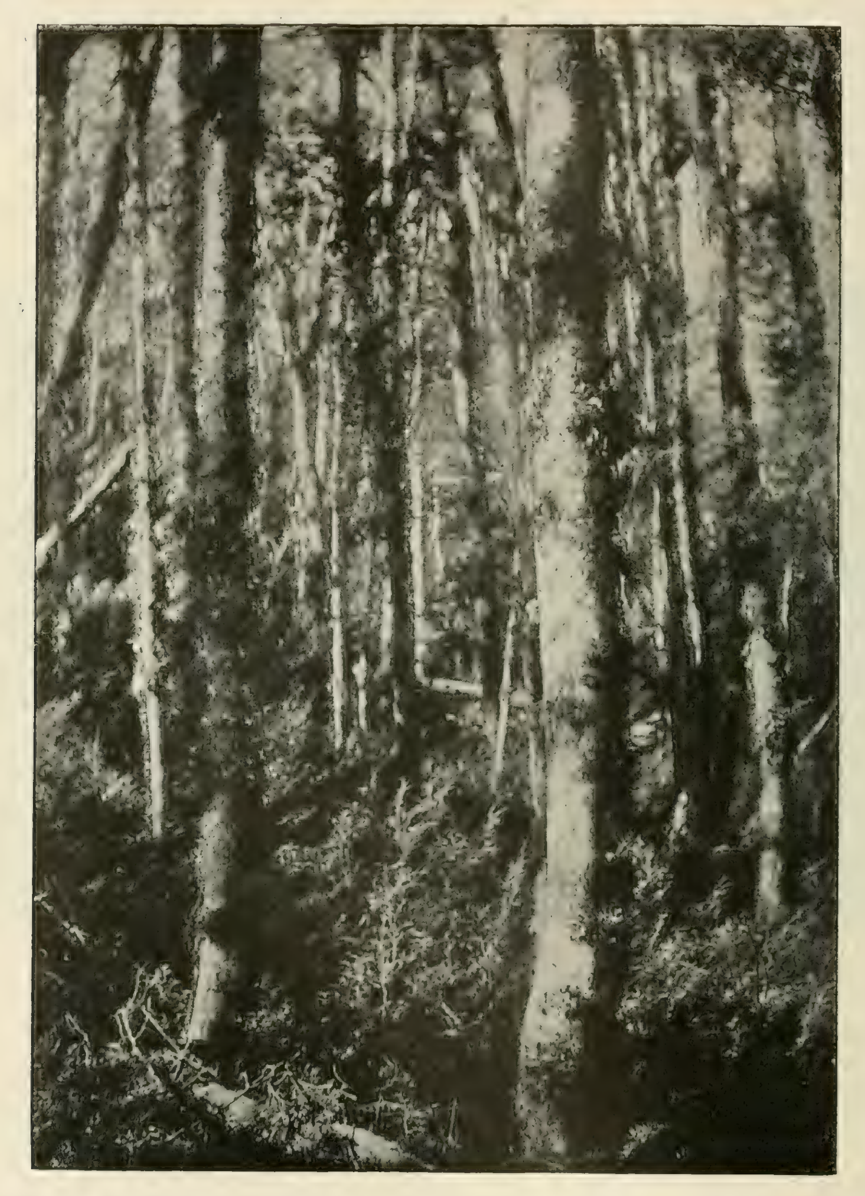


Fig. 459. Montane Region in Neu-Seeland (Süd-Insel). Im Buchenwalde (Fagus cliffortioides). Das Unterholz von jungen Buchen gebildet. 900 m. Nach einer Photographie des Herrn L. Cockayne.

Oberhalb des Waldes zeigt sich Krummholz und Gesträuch, mit meist reicher und dichter Verzweigung, relativ dicken Aesten, deren



Fig. 460. Oberer Gürtel der montanen und unterer der alpinen Region Neu-Seelands. Schlucht des Craigieburn-Flusses. Im Hintergrund der Buchenwald. Links, auf den Berghöhen, „Shingle slips" mit strauchigen Arten von Veronica, Celmisia, Dracophyllum, Coprosma, Podocarpus nivalis etc. 660 m ü. M. Nach einer Photographie von Herrn L. Cockayne.

rauhe Borke häufig kleine Flechten trägt und, mit seltenen Ausnahmen (Coprosma serrulata Fig. 464, *1*), sehr kleinen Blättern von ausgeprägter Sklerophyllstructur. Vorwiegend sind unter ihnen Arten der Epacridaceen-Gattung Dracophyllum (Fig. 464, *2*), namentlich aber Compositen aus den Gattungen Olearia (Fig. 464, *3*) und Senecio. Diels bezeichnet als obere Grenze des Knieholzes auf der Süd-Insel 1350 m. Dasselbe steigt aber, in Flussthälern, oft viel tiefer herab, sogar bis zum Meeresstrande.

Das Knieholz und Gesträuch bezeichnen den Anfang der alpinen Region, welche in Neu-Seeland auffallend tief beginnt. Niedere Sommertemperatur, im Osten trockene Winde unterstützen hier die Wirkungen des Höhenklima. Vorherrschend sind in der alpinen Region die Felsen und Geröllhalden, namentlich letztere, die sogenannten „shingle-slips“, welche manchmal die Berghänge bis zum Tafellande bekleiden. Diese Bodenbeschaffenheit verdankt ihren Ursprung einer wahren Wüstenverwitterung, d. h. der Wirkung heftiger Temperaturschwankungen bei trockener Luft. Wir können in der That hier von einer Hochwüste sprechen, wie in den Anden, mit deren Vegetation diejenige des neuseeländischen Hochgebirges grosse Aehnlichkeit aufweist. Wie dort ist die xerophile Structur extrem, und zwar namentlich in der vorwiegend alpinen Form der Polsterpflanzen ausgedrückt. Durch Grösse und Dichtigkeit imponiren in erster Linie die „Pflanzenschafe“ Neu-Seelands, die wolligen Arten von Raoulia (Compositae) (Fig. 465). Ihnen ähnlich ist Helophyllum Colensoi (Fig. 466), eine Candolleacee. Kleinere, aber ebenfalls äusserst dichte Polster bilden verschiedene Arten von Veronica, Hectorella, Dracophyllum etc. Grosse, aber mehr lockere und abgeplattete Polster bildet Celmisia viscosa (Fig. 463). Auch Luzula pumila (Fig. 463) tritt durch dichtes Wachsthum der schmalen Blätter der Polsterform nahe. Aehnlich wie in allen alpinen Höhen kommen auch hier kleine, kriechende Sträucher von ausgesprochener xerophiler Structur (Fig. 407) und Rosettenpflanzen mit langen Wurzeln vor (Fig. 410).



Fig. 461. Veronica cupressoides. Neu-Seeland. Nat. Gr.

§ 3. **Afrika: Natal.** Das Küstenland von Natal ist aus stufenweisen, bis zum Randgebirge sich erhebenden breiten Terrassen aufgebaut. Hoch-

ebenen, namentlich nach dem Meere offen, sind windig und daher schon für Baumwuchs ungeeignet; zudem besitzt Natal überhaupt, mit seinen trockenen Wintern und feuchten Sommern mit häufigen Niederschlägen ein typisches Grasflurklima. Die Zunahme der Niederschläge, die sich namentlich im oberen Theile der montanen Region bemerklich macht, vermag das windige, baumfeindliche Grasflurklima in Waldklima nicht umzuwandeln; der Wald bleibt auf die Ufer der Bäche in geschützten Thälern beschränkt. Die Flanken gehören der Grasflur an, das Ganze hat vorwiegend xerophilen Charakter. Folgende Tabelle ist nach den Angaben Thode's zusammengestellt:



Fig. 462. Aciphylla Colensoi, auf steinigem Boden in der Nähe vom Pearson-See, 600 m ü. M. Neu-Seeland, Süd-Insel. Nach einer Photographie von Herrn Cockayne.

Regionen in Natal.

Niedere Region	bis 500 m.
Montane Region:	
Steppen (stellenweise mit Acacien und Aloë)	„ 1500 m.
Protea-Savannen	„ 2300 m.
Alpine Region:	
Gesträuch und Stauden	bis ca. 3500 m.

Das Klima der alpinen Region des Drakenbergs ist sehr stürmisch. Gewitter sind im Sommer, Schneestürme im Winter häufige Erscheinungen. Die mittlere Jahrestemperatur wird von Thode auf 5—8° R. geschätzt, starke Fröste sind in den Winternächten gewöhnlich. Buschwerk (Leucosidea sericea,

Cliffortia, Erica) zeigt sich hier und da in den Thalrissen; die Abhänge sind von Zwerggesträuch (namentlich Helichrysum und Ericaceen) und von alpinen Stauden (namentlich Compositen) überzogen. Der Blüthenreichthum ist ein sehr grosser und die Farben sind glänzend.

§ 4. **Süd-Amerika.** Die nördlichen Abhänge der Cordillere Argentinien's sind dicht bewaldet. Lorentz unterschied in den subtropischen Provinzen Oran und Tucuman (ca. 25 ⁰ S. B.) folgende Stufen, die allerdings nicht überall vorhanden sind:



Fig. 463. Alpine Flora Neu-Seelands. Celmisia viscosa Hook. f. (in der Mitte) und Luzula pumila Hook. f. auf Steintrift (shingle slips") wachsend. 1470 m. Craigieburn Mts. (Süd-Insel). Nach einer Photographie des Herrn L. Cockayne.

Niedere Region.
  Hygrophyl. Temperirter Regenwald.
Montane Region.
  Mesophil (?) { Wald von Podocarpus angustifolia.
               { Aliso-Wald (Alnus ferruginea var. Alix).
  Xerophil. { Queñoa-Savanne (Polylepis racemosa).
            { Alpine Steppe.
            { Alpine Wüste (Puna).

Der Queñoa-Baum, der zerstreut im unteren Theile der alpinen Grasflur wächst, zieht sich in der Cordillere von Peru zwischen 3000 und 4000 m, wo er ebenfalls die obere Grenze des Baumwuchses bezeichnet. Er ist ein



Fig. 464. Neuseeländische alpine Sträucher: *1* Coprosma serrulata (Rubiac.). *2* Dracophyllum uniflorum (Epacrid.). *3* Olearia nummularifolia (Composit.). *4* Phyllocladus alpinus (Conif.). Nat. Gr.

Fig. 465. Alpine Flora Neu-Seelands. Raoulia mamillaris auf felsiger Unterlage bei 1500 m. Craigieburn Mts. Nach einer Photographie des Herrn L. Cockayne.

Fig. 466. Alpine Flora Neu-Seelands. Craigieburn Mts. 1470 m. Helophyllum Colensoi Hook. f. (Candolleacee) in dichten runden Klumpen, theilweise von Schnee umgeben. Am Felsen rechts, Dracophyllum rosmarinifolium Hook. f., ein Zwergstrauch. Das Gras oben: Danthonia Raoulii Steud. Nach einer Photographie von Herrn L. Cockayne.

knorriges, sehr dickstämmiges und hartholziges Bäumchen von 16—20′ Höhe und ist gewöhnlich von Tillandsia usneoides behangen.

Im südlichen Theile der argentinischen Cordillere bleibt der Charakter der Vegetation durchaus xerophil. Nach den Aufzeichnungen von F. Kurz über die Cordillere von Mendoza (ca. 33° S. B.) können folgende Gürtel unterschieden werden:

Montane Region.

Buschwald und Dornbüsche.
Spärliches Gesträuch (Adesmia pinifolia).

Alpine Region.

Niederes Gesträuch (Berberis empetrifolia, Argylia Bustillosii).
Alpine Zwergstauden.



Fig. 467. Vegetation der montanen Region im Drakenberg, Natal. Nach einer Photographie.

Zusammenhängende Formationen fehlen in der alpinen Region, welche einen wüstenartigen Anblick gewährt. Die kleinen, aber oft gross- und glänzendblüthigen Pflänzchen von typischem alpinen Habitus wachsen nur auf torfigem Boden gesellig, während sie auf den Halden nur ganz vereinzelt auftreten und häufig, wegen der Farbenähnlichkeit ihres Laubes mit dem Felsen, schwer sichtbar sind.



Fig. 468. Gebirgsthal in der montanen Region des Drakenberg, Natal. Nach einer Photographie.

Ueber Charakter und Anordnung der Vegetation im nördlichen Theile des chilenischen Waldgebiets geben folgende nach K. Reiche's Angaben zusammengestellte Tabellen das Wesentliche:

Cordillere von Nahuelbuta (38° S. B., 1500 m).

Montane Region.

Gemischter Buchenwald mit einigen Lianen und Epiphyten	bis 1100 m.
Araucaria-Wald (A. imbricata) mit sommergrünem Buchengesträuch	„ 1500 „

Cordillere von Chillan (37° S. B., ca. 3000 m)

Montane Region.

Gemischter Buchenwald	bis 1860 m.
Fagus pumilio, als Gebüsch	„ 1900 „

Alpine Region.

Sträucher (Berberis empetrifolia, Empetrum nigrum, Escallonia carmelita)	„ 2000 „
Alpine Stauden auf Geröll und Fels	„ 2200 „
Ewiger Schnee.	

Die gemischten Buchenwälder sind, namentlich in ihrem unteren Theile, noch den temperirten Regenwäldern, wenn auch in abgeschwächter Form (letzteres namentlich auf der Chillan-Cordillere) zuzurechnen; nach oben zu nehmen sie mehr xerophilen Charakter an.

2. Regionen in den Gebieten mit Winterregen.

§ 1. **Mediterrangebiet.** Die Gebirge des Mediterrangebiets haben zum grössten Theile den ursprünglichen Charakter ihrer Vegetation eingebüsst, so dass die natürlichen Gürtel aus spärlichen Resten und nicht immer mit Sicherheit reconstruirt werden müssen. Die beiden wichtigsten Gebirgsketten des südlichen Theils des Gebiets, der Libanon und der Atlas, haben, wie das Tiefland, trockene Sommer und dementsprechend Hartlaubvegetation auch in der montanen Region. In den nördlichen Gebirgen des Mediterrangebiets bedingt die Winterkälte in der montanen Region eine ausgeprägte Ruheperiode, während andererseits reichlichere Niederschläge während des Sommers die vegetative Thätigkeit befördern. Dementsprechend folgen auf die Hartlaubgehölze ohne Winterruhe und mit träger Sommervegetation die mesophilen Gehölze mit Winterruhe und lebhafter Sommervegetation. Die Aehnlichkeit des Klima in der montanen Region mit derjenigen des mitteleuropäischen Tieflands ermöglichte die Ansiedelung der von Norden einwandernden Bäume, welche nur wenig oder meist gar nicht variirten.

Nur wenige der mediterranen Gebirge erheben sich in die alpine Region. Eine reiche alpine Flora zeigt sich nur auf der Sierra Nevada,

wo dieselbe ein mehr ausgeprägt xerophiles Gepräge besitzt, als in nördlicheren Gebirgen und viele Endemismen aufweist (Fig. 470).

Djurdjura und algierischer Atlas (Trabut).

Montane Region.
- Unterer Gürtel — 1300 m.
  - Quercus suber — 1300 m.
  - Chamaerops humilis — 1200 m.
  - (Pinus halepensis, vorwiegend zwischen 800—900 m waldbildend, aber von der Küste bis 1700 m auftretend).
- Oberer Gürtel — 1900 m.
  - Quercus Ilex var. Ballota 1000—1600 m.
  - Cedrus atlantica und Libani 1200—1900 m.

Alpine Region. 1900—2308 m (Djurdjura).
- Kleine Sträucher und Kräuter, theils endemisch, theils mit süd- und mitteleuropäischen alpinen Arten identisch.

N. B. Steppen sind auf den 800—900 m hohen Hochebenen des südlichen Algerien's, entsprechend dem Frühlingsregen, entwickelt.

In Marokko bildet Quercus Ilex in verkrüppelter Form die Baumgrenze.

Sierra Nevada (Boissier, Willkomm).

Montane Region.
- Sklerophyllgürtel — 5000'
- Mesophile Wälder (Pinus silvestris var. nevadensis, Castanea vesca, Quercus Tozza) — 6500'

Alpine Region.
- Sträucher 8000'
- Stauden 11 000'.

Mont Ventoux (Martins) Höhe 5880'.

Montane Region.

	Südabh.	Nordabh.
Mediterraner Sklerophyllgürtel	— 3540'	— 2800'
Mesophiler sommergrüner Laubwald (Buchen) .	— 5230'	— 4065'
Mesophiler Nadelwald (Pinus uncinata, Abies excelsa)	— 5570'	— 5340'.

Alpine Region.
- Steinige Gefilde mit niedrigen Stauden.

Apennin (Mittelwerthe. Schouw).

Montane Region.
- Mediterraner Sklerophyllgürtel — 1200'
- Mesophiler sommergrüner Laubwald Kastanie — 3000', Quercus pedunculata — 3500'
- Mesophiler Laubwald (Buchen) und Nadelwald (Abies pectinata) — 6000'.

Alpine Region.
- 6000—9200'.

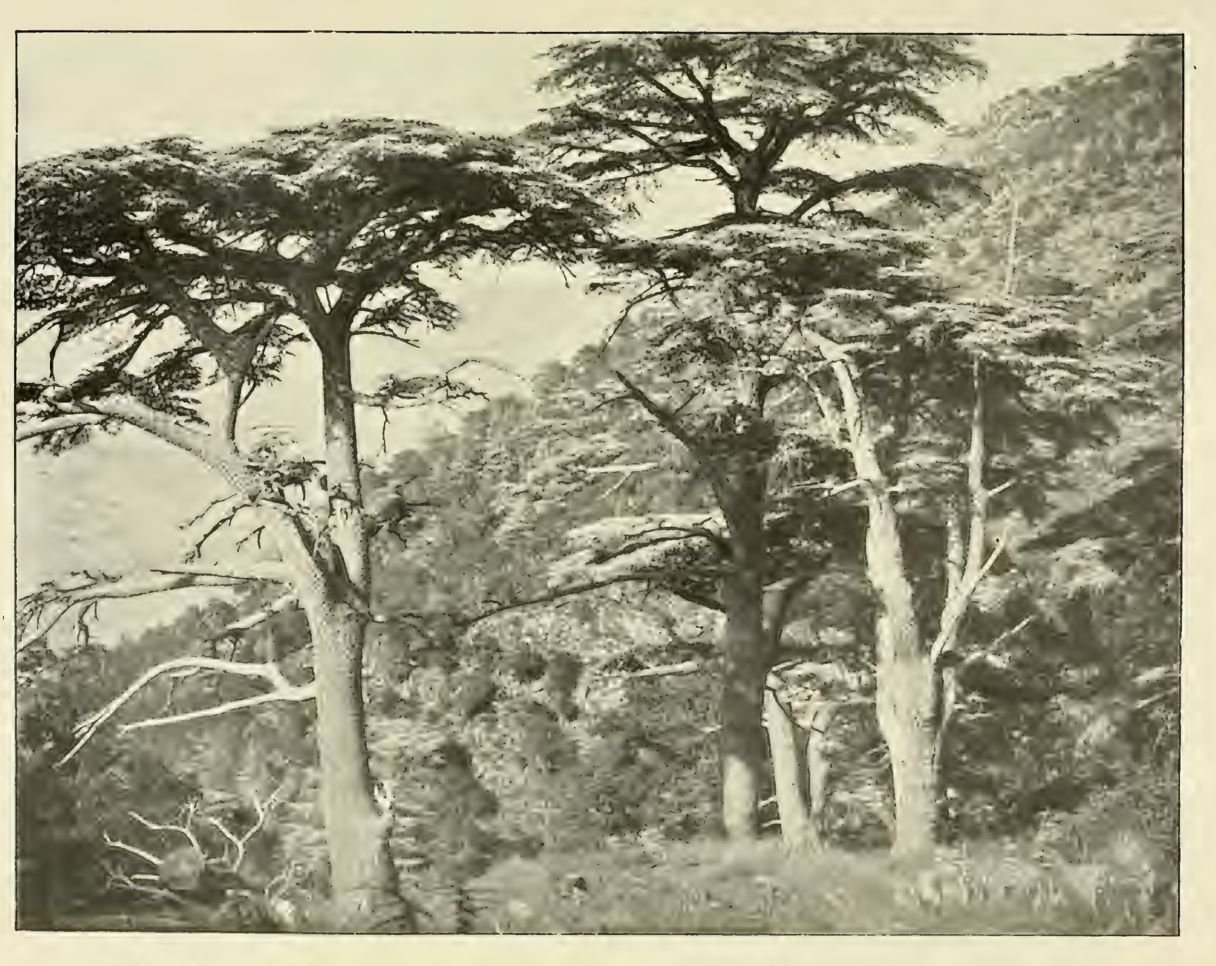


Fig. 409. Montane Region im algierischen Atlas: Cedern bei Teniet el Haád. Nach einer Photographie.



Fig. 470. Alpine Flora der Sierra Nevada, Spanien. *1* Linaria nevadensis Boiss. et Reut. *2* Linaria glacialis Boiss. *3* Viola nevadensis Boiss. *4* Artemisia granatensis Boiss. *5* Dianthus brachyanthus Boiss. *6* Galium pyrenaicum Gou. *7* Ranunculus acetosellaefolius Boiss. *8* Plantago nivalis Boiss. Sämmtliche nat. Gr.

Aetna (Philippi).

Montane Region.
Mediterraner Sklerophyllgürtel — 2200′
Mesophiler sommergrüner Laubwald — 6000′
(Kastanie — 3900′, Quercus pubescens — 5500′, Buche 3000′—6000′
Mesophiler Nadelwald (Pinus Laricio) 4000′—6000′.

Alpine Region.
Gesträuch (Juniperus hemisphaerica, Berberis aetnensis etc., auch in der montanen Region) 7500′, Stauden — 8950′.

Süd-macedonische Gebirge (Grisebach).

1. Montane Region.
Mediterrane Sklerophyllen — 1245′
Mesophiler sommergrüner Laubwald — 4600′
(Quercus Cerris — 2650′, Buche — 4400—4600′)
Mesophiler Nadelwald (Pinus Peuce) — 5800′.
2. Alpine Region.
Juniperus nana 5200—7200′.

Athos (Grisebach).

1. Montane Region.
Mediterrane Sklerophyllen — 1200′
Mesophiler sommergrüner Wald — 1200—3500′
(Kastanie 3000′, Quercus pubescens 3500′)
Mesophiler Nadelwald 1700—5250′
(Pinus Laricio 3500′—4500′, Abies pectinata 1700—5250′).
2. Alpine Region. 5250—6440′.
Gesträuch von Daphne jasminoides, Prunus prostrata etc.

Die Canaren und Madeira gehören zu den wenigen Punkten der Sklerophyllgebiete, wo die Bedingungen für den temperirten Regenwald in der montanen Region gegeben sind: Milder Winter und reichliche Niederschläge zu allen Jahreszeiten. Am Pico de Teyde auf Teneriffa unterhält der Nebel-Gürtel, welcher zwischen 700 und 1600 m beinahe alltäglich, auch im Sommer, vorhanden ist, die Feuchtigkeit in der montanen Region; doch reicht dieselbe nur in Schluchten zum Gedeihen eines abgeschwächten Regenwaldes hin, während die Abhänge Sklerophyllvegetation ernähren. Letztere wird oberhalb des Nebels wieder alleinherrschend.

Regionen in den Canaren (Christ).

Niedere Region.
Succulenten und Sklerophyllen bis 700 m.
Montane Region.
Temperirter Regenwald (Lorbeerwald) bis 1600 m.
Pinus canariensis mit Sklerophyllen bis 2000 m.

Alpine Region (Teyde).

Laubloses Gesträuch von Spartocytisus und Stauden.

Besonderes Interesse beansprucht der Lorbeerwald, gleichsam ein in temperirten Regenwald umgewandelter Sklerophyllwald oder eine Zwischenstufe beider, mit grösserer Annäherung an ersteren, welchen Christ in seiner meisterhaften Monographie anschaulich beschreibt.

Derselbe besteht vorwiegend aus Laurineen: Persea indica, Laurus canariensis (mit Laurus nobilis nahe verwandt), Oreodaphne foetens, Phoebe barbusana. Aus anderen Verwandtschaftskreisen treten vornehmlich hinzu: Ilex canariensis, Erica arborea, Myrica Faya und andere seltenere Arten. Das Unterholz besteht aus Rhamnus glandulosa, Viburnum rugosum, Rubus-Arten, Smilax mauritanica und canariensis etc. Hedera canariensis kriecht auf dem Boden. Bodenkräuter sind vorwiegend Farne in üppiger Entwickelung. Die schwache Entwickelung der Lianen, das Fehlen eigentlicher Epiphyten, zu welchen nur Davallia canariensis und Asplenium Hemionitis einen schwachen Anfang bilden, unterscheiden diesen Wald vom typischen Regenwald. Mehrere der Holzarten sind mit mediterranen Sklerophyllen theils identisch, teils nahe verwandt.

§ 2. **Amerika.** Die californische Sierra Nevada erhebt sich mit ihren westlichen Abhängen aus einem typischen Sklerophyllgebiet. Die Sklerophyllgehölze, namentlich immergrüne Eichen, steigen stellenweise bis 1800 m in die Höhe. Grössere sommerliche Feuchtigkeit bedingt in höheren Lagen das Auftreten sommergrüner Eichenwälder (Q. Kellogii): sandig-kieseliger Boden ist durch genügsame Kiefern behauptet (P. ponderosa). Der obere feuchtkühle Gürtel der montanen Region gehört dem grossartigsten gemischten Nadelwald der Erde, der Heimath der Sequoia gigantea. Ueber diese Wälder wurde bereits früher berichtet.

Ueber die alpine Region fehlt es an Angaben.

Im chilenischen Hartlaubgebiet reichen die Niederschläge auch an den Berghängen nicht hin, um eine kräftigere Vegetation hervorzurufen; die dürftige xerophile Vegetation geht in die noch dürftigere der Hochwüste oder Puna über. Nur auf dem Frai Jorge, einem Gipfel der sonst überaus trockenen Provinz Coquimbo, hat ein beständiger Nebengürtel, ähnlich wie auf den Canaren, die Bedingungen für die Existenz des temperirten Regenwalds, wenn auch wiederum in abgeschwächter Form, geschaffen. Auch systematisch schliesst sich dieser Wald den Regenwäldern Valdivia's an. Seine wichtigsten Bäume sind Aetoxicum punctatum und Drimys chilensis.[1])

3. Regionen in den kalttemperirten Gürteln.

§ 1. **Die Schweiz.** Unter den Hochgebirgen der nördlichen kalttemperirten Zone sind die Alpen botanisch in jeder Hinsicht am genauesten untersucht worden. Namentlich hat H. Christ in seinem

[1]) F. Philippi.

Pflanzenleben der Schweiz ein Bild der Vegetation in den Schweizer-Alpen entworfen, welches, in den Hauptzügen fertig, nur noch der feineren Ausführung, nach der von ihm bereits angedeuteten physiologischen Richtung bedarf, um die gegenwärtig erreichbare Vollendung zu zeigen.

Die folgende Tabelle hat nicht allgemeine Gültigkeit und soll nur zur allgemeinen Orientirung dienen; die in derselben aufgezählten Stufen sind selten sämmtlich vorhanden.

Mittlere Höhenregionen in den Schweizer-Alpen.

Untere Region	550—700 m.
Montane Region.	
Kastanienwald (Südschweiz)	bis 900 „
Buchenwald	„ 1200 „
Fichtenwald	800—1800 „
Lärche und Arve (Central-Alpen)	bis 2100 „
Alpine Region.	
Pinus Pumilio und Alnus viridis	2000 „
Rhododendron	bis 2120 „
Juniperus nana	„ 2500 „
Kräuter und Zwergsträucher bis zu den Gipfeln.	
(Schneegrenze 2700—3000 m.)	

Das schweizerische Tiefland ist, wie das mitteleuropäische Tiefland überhaupt, durch die Cultur bis zur Unkenntlichkeit verändert worden. Wahrscheinlich stellte dasselbe ursprünglich eine Parklandschaft dar, in welcher, je nach Bodenbeschaffenheit, Wald und Grasflur sich in den Raum theilten. Der Wald wird wohl meistens Buchenwald, stellenweise Eichenwald, im Süden Kastanienwald, auf Sandboden Kiefernwald gewesen sein. Die Grasflur hat stellenweise Steppencharakter (Wallis), in der übrigen Schweiz wird sie wohl stets als Wiese ausgebildet gewesen sein.

Die basale Region der Schweizer-Alpen hat ebenfalls durch die Cultur ein verändertes Gepräge erhalten. Doch kann angenommen werden, dass, entsprechend der reicheren Niederschläge, üppige Wälder in derselben herrschend waren und zwar ähnliche Laubwälder, wie sie im Tieflande auf feuchtem Boden vorkommen. Vorwiegend waren die noch stellenweise erhaltenen Buchenwaldungen. Andere Baumarten, wie Hagebuche und Spitzahorn, sind untergeordnete, wenn auch häufige Nebenbestandtheile jener Buchenwälder, die Vogelkirsche ist seltener, die Stechpalme tritt nur als Strauch auf.

Die montane Region zeigt, entsprechend der Abnahme der Temperatur, mehr nordischen Charakter. Die Wälder bestehen hier aus Fichten; Laubbäume treten nur vereinzelt auf und sind von denjenigen des Buchenwalds verschieden, wie Acer Pseudoplatanus und

Sorbus aucuparia. Das Unterholz ist oft reichlich ausgebildet und besteht aus Sambucus racemosa, Ribes nigrum und petraeum, Lonicera alpigena und nigra, Salix grandifolia etc. Schmale und lichte Wälder der Arve und Lärche, erstere mehr hinaufsteigend als letztere, nehmen den oberen Rand der montanen Region ein und bilden die Baumgrenze.

Das Krummholz, welches in vielen Gebirgen als breiter Gürtel die Basis der alpinen Region einnimmt, ist in der Schweiz nur an wenigen Punkten von Graubünden und Wallis vertreten und besteht nur aus einer Holzart, der Legföhre, Pinus montana var. Pumilio. Als Zwergbäume von höchstens Manneshöhe mit liegendem Stamme und langen schlangenförmigen Aesten bedecken die Legföhren trockene



Fig. 471. *1* Rhododendron ferrugineum. *2* Rh. hirsutum. $^2/_3$ nat. Gr.

Felsen und Gerölle, namentlich auf Kalkboden. Häufiger als das Krummholz zeigen sich oberhalb der Baumgrenze die Gebüsche der Grünerle, Alnus viridis. Die charakteristische Gestalt des Krummholzes geht diesem bis manneshohen Strauche ab.

Am gewöhnlichsten setzt die alpine Region mit Gesträuch von Alpenrosen ein. Die beiden Arten der Schweiz, Rhododendron hirsutum auf Kalk und Rh. ferrugineum auf Kieselboden besitzen in diesem bis 300 m breiten Gürtel ihre Massenverbreitung; sie treten aber sowohl tiefer, als Unterholz des Nadelwaldes, wie vereinzelt auch höher bis gegen 2400 m auf.

Die Alpenrosengebüsche nehmen steilere Abhänge ein, wo feinere erdige Bestandtheile von der Oberfläche leicht weggeschwemmt werden, so dass die Bodenbeschaffenheit nur für tiefwurzelnde Gewächse geeignet

ist. An weniger geneigten Standorten überwiegt hier schon die Grasflur, und dieselbe wird weiter oben, bis zum ewigen Schnee, wo es der Boden nur gestattet, alleinherrschend. Die klimatischen Bedingungen sind allerdings für die Grasflur die denkbar günstigsten. Während des ganzen Sommers fallen täglich leichte Niederschläge, welche die oberste Bodenschicht benetzend, den seichtwurzelnden Gräsern raschen Ersatz für den starken Transpirationsverlust während der sonnigen Stunden bringen. Nur steinige, durchlässige Standorte werden den tiefwurzelnden Sträuchern und Stauden überlassen. Auch der Winter kommt der Graflur, wenn auch nur indirect, zu Gute, da er arm ist an Niederschlägen und viele sonnigen Tage aufweist. Wir wissen aber, dass klare Winter in Folge ihrer trocknenden Wirkungen baumfeindlich sind. Dieses ist aber in alpinen Höhen, wo die kräftige Insolation die Transpiration der Zweige fördert, noch weit mehr der Fall als im Tieflande. Häufigkeit der sommerlichen Niederschläge und tieferes Niveau bedingen, dass die Grasflur in den Schweizer-Alpen meist weniger xerophiles Gepräge besitzt als in den Hochgebirgen wärmerer Gebirge und eher dem Wiesentypus als dem Steppentypus anzugliedern ist. Die Vegetationsdecke ist ununterbrochen und besitzt nur an trockenen Stellen harte Gräser mit schmalen, eingerollten Blättern (z. B. Nardus stricta, Festuca ovina var. alpina) und, in ihrer Gesellschaft, stark behaarte Stauden, wie Leontopodium alpinum, Potentilla nivea, Senecio incanus etc. Wo das Wasser länger verweilt, ist die Structur der meisten Gewächse weniger xerophil. Ausgesprochene Trockenschutzvorrichtungen zeigen sich auf den von einer dünnen Erdschicht überzogenen Felsen, oder in Felsrissen, wo das Wasser schneller verdunstet bezw. herabfliesst. An solchen Stellen zeigen sich viele der bekanntesten und charakteristischen Alpenpflanzen, wie Dryas octopetala, Globularia cordifolia, die alpinen Crassulaceen (Arten von Sedum, Sempervivum, Rhodiola rosea), Saxifraga Aizoon, Draba aizoides, Primeln und Androsaceen. Nur da, aber in grosser Menge, wächst auf dem Simplon der seltene Senecio uniflorus, während Senecio incanus den benachbarten trockenen Rasen bewohnt und der Bastard zwischen beiden genau die Mittellagen einnimmt. Die meisten dieser Pflanzen haben Rosetten- oder Polsterform. Rings um solche Blöcke dringt das Wasser tief in den Boden und da wachsen daher mit Vorliebe alpine Sträucher, die sich auf der Felsoberfläche ausbreiten, wie Juniperus nana, Azalea procumbens, Arctostaphylos alpina etc.


Fig. 472. Androsace helvetica Nat. Gr.

Trümmerfelder nehmen in den hohen Lagen der Alpen, wie auf allen Hochgebirgen, weite Räume ein, ohne allerdings ähnliche Ausdehnung zu erhalten als auf den Wüstengebirgen oder in Neu-Seeland. Solche „Geröllhalden“ sind oft von Zwerggesträuch bewachsen; sind sie jedoch neuen Ursprungs, so weisen sie eine eigenartige Vegetation tiefwurzelnder Stauden auf, welche meist auf solche Standorte beschränkt sind, wie Linaria alpina, Oxyria digyna, Thlaspi rotundifolium etc. Kalkgerölle trägt eine der grössten Zierden der Alpen, Pavaver alpinum, neben Viola cenisia etc. Fleischiges, bläulich bereiftes, kahles oder

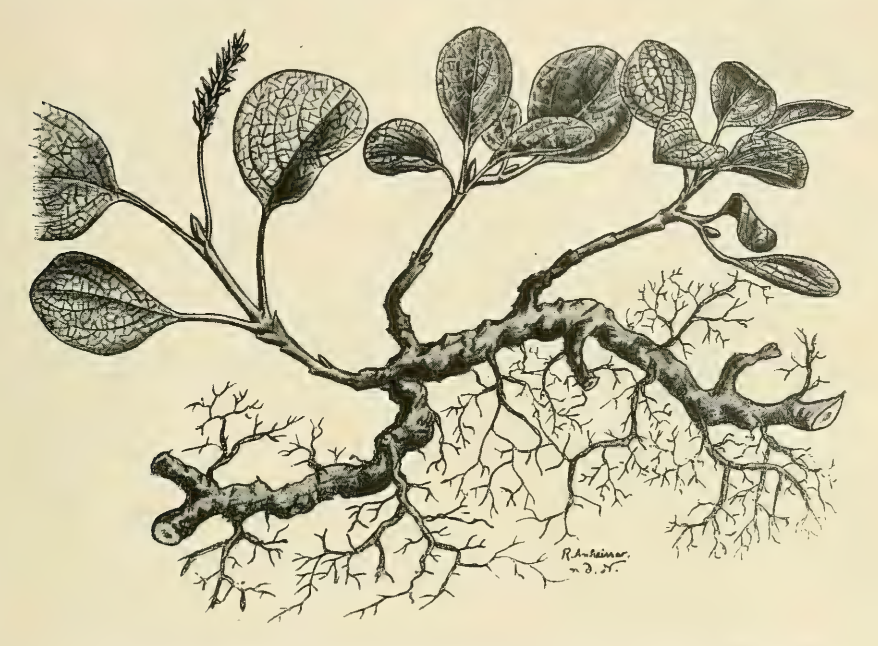


Fig. 473. Salix reticulata, ein kriechender Strauch der Alpenmatten. Nat. Grösse.

doch nur borstig behaartes Laub ist für solche Geröllpflanzen bezeichnend.

Sie alle wurzeln in kaltnassem, von Gletscherwasser berieseltem Boden. Trotz dem Ueberfluss an Feuchtigkeit ist der Standort physiologisch trocken und bedingt die Ausbildung von Schutzmitteln gegen hohe Transpiration. Aehnliches, aber noch weit mehr fleischiges Laub hat die charakteristische Uferpflanze der alpinen Gletscherbäche, Saxifraga aizoides. Solche Gewächse erinnern in ihrer Structur sehr an die Halophyten nasser Standorte; sie stimmen mit ihnen in ihren physiologischen Existenzbedingungen allerdings darin überein, dass sie nasse Standorte bewohnen und doch der Gefahr des Wassermangels ausgesetzt sind. Die feuchte Luft, die sie umgiebt, ist der Entstehung

von Haaren und einer dicken Cuticula hinderlich, aber auf diejenige von Wachs- und Harzüberzügen, als Schutzmittel gegen Transpiration, ohne Einfluss.



Fig. 474. Primula minima Nat. Gr.

Oberhalb der alpinen Grasflur dehnen sich, bis zu den Gipfeln, die ewigen Schneefelder. Eine obere Grenze, wie wir sie für den Kilimandscharo kennen lernten, giebt es für die Phanerogamenflora der Alpen nicht, indem auch auf den grössten Höhen die Luft noch nicht trocken und verdünnt genug ist, um ihr Gedeihen zu verhindern. In den Spalten von Felsen, die aus Schnee und Eis hervorragten, habe ich im August am Kaltwassergletscher auf dem Simplon, in Menge und in voller Blüthe Eritrichium nanum, Androsace glacialis, Aretia Vitaliana, Anemone glacialis gefunden. Ch. Martins hat auf dem 3333 m hohen Theodulpass 13 Phanerogamen, nach Christ jedenfalls nur einen Theil der Flora darstellend, gesammelt. Lindt traf auf dem Finsteraarhorn, von 4000 m aufwärts, Saxifraga bryoides, muscoides, Achillea atrata an und Calberta auf dem Gipfel des Berges, bei 4270 m, ein anscheinend einjähriges Exemplar von Ranunculus glacialis mit zwei etwas verkümmerten Blüthen.

Temperaturverhältnisse des Theodulpass, 3333 m.

I. Mittlere Monatstemperaturen (Celsius).

Dec.	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.
— 9.8	— 10.2	— 10.6	— 12.7	— 7.3	— 6.4	0.0	1.0	1.1	1.1	1.1	— 5.4	— 7.6

2. Beobachtungen von Ch. Martins. 1865—1866.

St. Theodul (3333 m) 1866—1865.

			Tage über 0°	Tage über 2°	Nächte über 0°
1866.	Mai	7 Uhr	—	—	
		1 „	4	—	—
		9 „	—	—	
	Juni	7 „	11	2	
		1 „	22	20	—
		9 „	13	2	

St. Theodul (Fortsetzung).

	Juli	7 Uhr	14	8	
		1 „	30	25	4
		9 „	12	5	
1865.	August	7 „	15	8	
		1 „	29	21	4
		9 „	14	6	
	September	7 „	16	5	
		1 „	29	25	3
		9 „	20	2	
	October	7 „	—	—	
		1 „	2	—	—
		9 „	—	—	

§ 2. **Tabellen.** Eine monographische Bearbeitung, wie sie für die Alpen in Christ's Arbeiten vorliegt, wurde neuerdings von Pax für die Karpathen gegeben.[1]) Man hat sich sonst im Allgemeinen begnügt, die mittleren oberen Grenzen der wichtigsten Formationen und einiger häufigen oder charakteristischen Pflanzenformen tabellarisch zusammenzustellen. Einige dieser Tabellen, die Regionen der wichtigsten nordtemperirten Gebirge gebend, sind im Folgenden zusammengestellt.

Regionen in der Tatra (Central-Karpathen, n. Wahlenberg).

Montane Region.

Buche . . . . bis 3100'
Lärche und Fichte . . . . „ 4600'
Arve und Birke . . . . „ 4800'.

Alpine Region.

Krummholz (Pinus pumilio) . . . . „ 6000'
Alpine Stauden und Zwergsträucher . . . „ 6900'.

Regionen in den Pyrenäen (Drude).

Untere und montane Region.

Laubwald herrschend . . . . bis 1600 m (1700 m)
Kastanie . . . . „ 500 „ (800 m)
Eiche (Q. Robur) . . . . „ 1600 „
Buche . . . . 650—1600 „ (1850 m)
Tanne . . . . „ 1950 „
Nadelwald herrschend . . . . . . 1600—2200 „ (2400 m)
Fichte . . . . 1500—2400 „
Knieholz . . . . 2200—2400 „
Alpine Stauden und Zwergsträucher . bis 2750 „ (Schneelinie).

1) Dieselbe erschien während des Druckes dieses Buches und konnte nicht mehr benutzt werden.

Regionen im Kaukasus (Abchasischer Abhang, Radde).

Untere und montane Region . . . bis 6600'
Eschen und Ulmenwald.
Buchenwald.
Nadelwald (P. orientalis und Abies Nordmanniana).
Birken.
Alpine Region . . . . bis 9100' (Passhöhe).

Regionen am Tian-Schan (Semenow).

Basale und montane Region . . . bis 7600'
Wüste . . . . „ 4000'
Nadelwald (Pinus Schrenkiana . . . „ 7600'.
Alpine Region . . . . 7600—11540'
Alpine Sträucher . . . . bis 9000'
Schneelinie . . . . „ 11540'.

Regionen am Altai (Krassnow).

Basale und montane Region.
Wüste . . . . bis 300 m
Kiefernwald (mit Birken und Espen) . „ 800 „
Lärchenwald (mit Abies excelsa, sibirica)
Pinus Cembra . . . . 1360 m (N.-Seite), 1700 „ (S.-Seite).
Alpine Region.
Schneegrenze . . . . 2100 „ (2300 m).

Regionen am Vulkan Ontake (Japan, 35° N. B. Rein).

Basale und montane Region.
Wiesen und Mischwald aus Laub- und Nadelhölzern (Kiefern, Tannen, Retinospora, Quercus, Fagus, Acer etc.) . . . . bis 4600'
Nadelwälder (Pinus Tsuga u. bicolor etc.) . . „ 5550'
Alpine Region.
Knieholz (Pinus parviflora) und Gesträuch (Birken, Erlen, Rhododendron etc.) . . . . „ 6160'
Zwergsträucher und Stauden . . . . „ 9200' Gipfel).

In seinem Werke über Japan unterscheidet Rein (die Zahlen gelten wohl vornehmlich in erster Linie für Mittel-Japan) folgende Vegetationsgürtel:

1. Zone des Kiefernwaldes und des Wachholders bis 400 m ü. M.
2. Zone der Cryptomerien, Cypressen und Eiben 400—1000 m. Das Gebiet des unteren sommergrünen Waldes mit Kastanien, Laurineen, Magnoliaceen etc.
3. Zone der Abies firma und des mittleren Laubwaldes 1000—1500 m. Der immergrüne Wald mit Eichen, Buchen, Ahornen etc.
4. Zone der Tannen und Lärchen 1500—2000 m. Oberer Laubwald mit Birken, Erlen etc.
5. Zone des Knieholzes, der Zwergsträucher und der alpinen Kräuter, oberhalb 2000 m.

Darstellungen der Pflanzenformationen auf den nordamerikanischen Hochgebirgen fehlen. Die alpine Region ist, wegen der Höhe der Waldgrenze in den Rocky-Mountains, meist schwach entwickelt und scheint hauptsächlich von Felsen und Trümmerfeldern eingenommen zu sein, so dass es zu einer Ausbildung der alpinen Grasfluren, wenigstens in grösserem Maassstabe, nicht kommt. Die folgenden beiden Tabellen sind Grisebach's „Vegetation der Erde" entnommen; neuere Angaben sind mir nicht bekannt.

White Mountains (44° N. B., Guyot).

Basale und montane Region.	
Eichen	bis 800′
Laub- und Coniferenwald . . .	800—1950′
Nadelwald (Pinus alba u. balsamea)	1950—4500′
Alpine Region	4500—5850′ (Mt. Washington).

Rocky Mountains: Middle Park (40° N. B.).

Basale und montane Region.	
Prärie	bis 3700′ (6570′)
Nadelwald	„ 11000′
Alpine Region	„ 13350′.

Für die südliche kalttemperirte Zone besitzen wir einige Angaben Dusén's über die Vegetation der nur bis etwa 1000 m hohen Gebirge Feuerland's. Der Buchenwald steigt bis etwa 300 m empor, als Zwergbaum zeigt sich Fagus antarctica stellenweise bis 400 m, als auf dem Boden kriechender kleiner Strauch sogar bis 600 m. Welcher Art die Formationen zwischen der Waldgrenze und der unteren Grenze des ewigen Schnees, bei etwa 700 m sind, lässt sich aus Dusén's Darstellung nicht entnehmen. Oberhalb 500 m soll die Vegetation ausserordentlich arm sein; an der Schneegrenze sind oberhalb derselben nach Dusén nur noch einige Polster von Lebermoosen.

Auswahl der Literatur.

Alcock, A. W. Report on the natural history results of the Pamir boundary commission. Calcutta, 1898.

Brandis, D. Der Wald des äusseren nordwestlichen Himalaya. Verhandl. des naturh. Vereins der preuss. Rheinlande u. Westfalens. Bd. XXXXII.

Christ, H. I. Vegetation und Flora der canarischen Inseln. S. A. aus Engler's Jahrbüchern. Bd. VI. 1885.

— II. Das Pflanzenleben der Schweiz. 1877.

Diels, L. Vegetations-Biologie von Neu-Seeland. Engler's Jahrbücher. Bd. XXII. 1896.

Drude, O. Deutschland's Pflanzengeographie. 1896.

Dusén, P. Ueber die Vegetation der feuerländischen Inselgruppe. Engler's Botan. Jahrbücher. Bd. 24. 1897.

Kurz, F. Dos viajes botanicos al Rio Salado superior (Cordillera de Mendoza). Boletin de la Academia nacional de ciencias de Cordoba. T. XIII. 1893.

Lorentz, P. G. Vegetationsverhältnisse der argentinischen Republik. Buenos Aires 1876.

Martins, Ch. Von Spitzbergen zur Sahara. 2te Aufl. Jena 1872. Bd. I.

Mayr, Dr. H. I. Die Waldungen von Nordamerika. 1890.

— II. Aus den Waldungen Japan's. München 1891.

Pax, F. Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen. Theil I. 1898.

Reiche, Karl. Die botanischen Ergebnisse meiner Reise in die Cordilleren von Nahuelbuta und von Chillan. Engler's Jahrb. Bd. 22. 1895.

Rein, Japan.

Philippi, F. Visit to the northernmost forest of Chile. Journal of botany. XXII. 1884.

Sendtner, O. Vegetationsverhältnisse Süd-Bayern's. 1854.

Stebler, F. G. u. Schröter, C. Beiträge zur Kenntniss der Matten und Weiden der Schweiz. X. Versuch einer Uebersicht über die Wiesentypen der Schweiz. Bern 1892.

Thode, Gust. Die botanischen Höhenregionen Natal's. Engler's Jahrb. Bd. 18. Beiblatt 43. 1894.

Trabut, L. Les zones botaniques de l'Algérie. Association française pour l'avancement des sciences. Congrès d'Oran 1888.

Willkomm, M. Grundzüge der Pflanzenverbreitung auf der iberischen Halbinsel. 1896.

Fünfter Abschnitt:

Die Vegetation der Gewässer.

I. Allgemeine Lebensbedingungen der Wasserpflanzen.

§ 1. Halophyten und Nichthalophyten. Salzige, süsse, brackische Gewässer. — § 2. Gliederung der Wasservegetation. Horizontale Gliederung. Verticale Gliederung. Lichtregionen. Benthos, Plankton, Hemiplankton. Physik und Chemie des Substrats. — § 3. Periodische Erscheinungen. — § 4. Specielle Betrachtung der Factoren. Salze. Temperatur. Licht.

§ 1. **Halophyten und Nichthalophyten.** Der Einfluß chemischer Factoren auf die Gliederung der Vegetation, welcher auf dem Festlande demjenigen klimatischer Factoren untergeordnet ist, kommt für die Gewässer an erster Stelle in Betracht. Jede Eintheilung der Wasserflora beginnt mit der Trennung der salzigen und der nichtsalzigen oder süssen Gewässer. Allerdings sind beide Hauptgruppen durch Uebergangsglieder, die brackischen Gewässer, zu welchen Aestuarien und die meisten Salzseen des Binnenlandes gehören, geschieden. Die Grenzen sind jedoch durch die brackischen Gewässer wenig vermischt, da letztere einerseits eine geringe Ausdehnung, andererseits eine spärliche Flora besitzen.

Während es kaum einen Landhalophyten geben dürfte, der nicht ohne oder doch nur mit Spuren von Kochsalz in Cultur gedeihen könnte, wirkt die Verpflanzung von Salzwasserpflanzen in Süsswasser oder umgekehrt in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle tödtend. Das Fehlen der Landhalophyten in der nicht halophytischen Landflora ist nur durch ihre Unfähigkeit, erfolgreich zu kämpfen, das Fehlen

der Wasserhalophyten im Süsswasser dagegen durch ihre Unfähigkeit darin zu leben bedingt. Der Unterschied zwischen Halophyten und Nichthalophyten ist demnach im Wasser weit tiefer als auf dem Festlande in der Organisation begründet.

§ 2. **Gliederung der Wasservegetation.** Die durch das Wärmeklima bedingte zonare Gliederung kommt in den Gewässern, in Folge der gleichmässigeren Temperatur der letzteren, weniger zur Geltung als auf dem Festlande. Die Regenverhältnisse kommen nur für die süssen Gewässer einigermaassen in Betracht. Wichtiger sind für die Meere die kalten und warmen Strömungen, welche die Flora der Festländer ebenfalls, aber nur indirekt beeinflussen.

Wie auf den Festländern ist auch in den Gewässern eine vertikale Gliederung erkennbar; den Höhenregionen der ersteren entsprechen in den letzteren Tiefenregionen. Es handelt sich dabei jedoch um ganz ungleiche Erscheinungen. Der im Wasser dabei maassgebende Factor ist das Licht, während der Wärme nur eine geringe oder gar keine Bedeutung zukommt. Die Tiefenregionen der Gewässer sind Stufen abnehmender Beleuchtung, Lichtregionen. Es empfiehlt sich, die maassgebende Bedeutung des Lichtes auch in der Benennung der Regionen zum Ausdruck zu bringen. Drei Hauptstufen der Helligkeit können unterschieden werden: I. Die photische oder helle Region, in welcher die Lichtintensität für die normale Entwickelung von Makrophyten genügt. II. Die dysphotische oder dämmerige Region, in welcher die meisten Makrophyten nur kümmerlich oder gar nicht mehr gedeihen, während gewisse genügsame assimilirende Mikrophyten (namentlich Diatomaceen) noch fortkommen. III. Die aphotische oder dunkele Region, in welcher nur noch nichtassimilirende Organismen existieren können. Entsprechend der ungleichen Trübung der Gewässer durch suspendirte Theilchen liegen die Grenzen der Regionen in den Einzelfällen sehr ungleich tief.

Es giebt in der Luft keine schwebende Flora, denn die Bacterien und Sporen des atmosphärischen Staubs sind Erzeugnisse der Landflora. In den Gewässern ist hingegen zwischen einer festsitzenden Flora oder Benthos und einer frei schwebenden, bezw. schwimmenden oder Plankton zu unterscheiden.

Sowohl Benthos wie Plankton zeigen die Gliederung in Lichtregionen. Das letztere ist nur oberhalb grosser Tiefen typisch entwickelt. In den Flachwässern der Küsten und in seichten Binnenwässern ist es stets mit Formen des Benthos vermischt und zeigt sich auch in seinen eigentlichen Bestandtheilen weniger vom Boden unabhängig. Die schwebenden und schwimmenden Gewächse der Flachgewässer sollen daher als Hemiplankton zusammengefasst werden.

Plankton und Benthos werden im Meere als pelagisch, in den Süssgewässern als limnetisch bezeichnet.

Salzgehalt, Wärme und Licht bedingen die grossen Trennungslinien der Wasservegetation. Für die Gliederung im kleinen treten andere Factoren hinzu, unter welchen die Bewegung eine hervorragende Rolle spielt. Der rasche Wechsel der Formationen an den Meeresküsten ist nicht nur durch Licht und Schatten, sondern auch durch Ruhe und Bewegung (Brandung, Ebbe und Flut) bedingt. Die stehenden süssen Gewässer haben eine andere Vegetation als die strömenden. Bewegtes Wasser setzt bei den Pflanzen andere mechanische Eigenschaften als ruhendes voraus und ist ausserdem luftreicher als das letztere.

Ausserdem kommen bei der horizontalen Gliederung der Regionen auch die physikalischen Verhältnisse des Substrats in Betracht. Je nach harter, steiniger, oder weicher, schlammiger oder sandiger Beschaffenheit desselben zeigt die Vegetation ein anderes Bild. Die benthonische Vegetation des Meeres besteht ganz vorwiegend aus Lithophyten, diejenige der süssen Gewässer mehr aus Schlammbewohnern.

Die chemische Natur des Substrats hat nur für die kleineren süssen Gewässer Bedeutung, deren Flora je nach Armuth oder Reichthum an gelöstem kohlensaurem Kalk grosse Unterschiede aufweist. Eigenartig ist auch die Flora der Torfgräben. Endlich üben auch organische Verunreinigungen thierischen und pflanzlichen Ursprungs ebenfalls einen bedeutenden Einfluss auf die Zusammensetzung der Flora. Alle diese chemischen Erscheinungen sind auf Lokalitäten geringer Ausdehnung beschränkt.

§ 3. **Periodische Erscheinungen.** Die Periodicität der Wasservegetation ist theilweise von anderen Factoren als diejenige der Landgewächse beherrscht. Entsprechend ihren geringen Schwankungen ist die Temperatur weniger wirksam. Die perennirenden Meeresalgen besitzen keine Winterruhe; meist sind sie im Sommer hauptsächlich vegetativ, im Winter reproductiv thätig. Schon in warmtemperirten Meeren, wie dem Mittelmeer, macht sich der Wärmeunterschied nicht mehr geltend. In den kleinen Gewächsen des Binnenlandes kommt entsprechend den grösseren Wärmeschwankungen und der leichter eintretenden Eisbildung der Unterschied der Jahreszeiten mehr zur Geltung, doch auch da weniger als auf dem Festlande. Vielfach bedingen die jahreszeitlichen Schwankungen des Lichtes eine deutliche Periodicität, so namentlich in südlichen Meeren. Endlich kommt auch den Unterschieden der Bewegung zu verschiedenen Jahreszeiten für das Benthos der Meere eine nicht unwesentliche Bedeutung zu.

§ 4. **Specielle Betrachtung der Factoren.** Im Folgenden sollen die wichtigeren der eben aufgezählten und kurz charakterisirten Factoren, soweit sie allgemeine Bedeutung haben, etwas genauer dargestellt werden.

Salzwasser und Süsswasser. Der Salzgehalt des Meerwassers ist in den Binnenmeeren ein anderer als in den Oceanen und nimmt ganz allgemein von der offenen See nach der Küste ab. Am salzreichsten ist in Folge grosser Verdunstung bei spärlicher Zufuhr von Süsswasser das Rothe Meer, in dessen Wasser bis 4,3 % Salze gefunden wurden. Sehr salzarm ist namentlich die Ostsee mit stellenweise weit unter 1 % Salze. Von dem Salzgehalt der Oceane mögen folgende Analysen eine Vorstellung geben. Die Wasserprobe I wurde im Hafen von Callao, II im Atlantischen Ocean unter 41° 18′ n. Br. und 36° 28′ w. L. geschöpft.

	I (Pacific)	II (Atlantik)
Betrag der Salze:	3.28	3.84
Chlornatrium	75.80	76.89
Chlormagnesium	8.87	8.05
Chlorkalium	3.68	3.33
Bromnatrium	1.23	1.30
Schwefelsaurer Kalk	4.54	4.94
Schwefelsaure Magnesia	5.88	5.49
	100	100

Ein Liter Wasser des Genfer Sees enthält nach Forel:

	Milligramm
Natrium und Kaliumchlorid	1.8
Schwefelsaures Natron	15.0
Schwefelsaures Ammoniak	Spuren
Schwefelsaurer Kalk	47.9
Salpetersaurer Kalk	1.0
Kieselsäure	3.7
Thonerde und Eisenoxyd	1.9
Organische Materie, Verluste	11.9
	174.1.

Temperatur. Schon die Oberflächentemperatur der Gewässer zeigt viel geringere Schwankungen als die darüber liegende Luft, und der Unterschied wird noch weit grösser, wenn die Luft des Binnenlandes zum Vergleich herangezogen wird, denn die Gewässer üben einen ebnenden Einfluss auf die Temperaturwärme der benachbarten Theile der Atmosphäre. Die höchste an der Meeresoberfläche bis jetzt beobachtete Temperatur wurde bei Celebes mit 31° C. festgestellt; die tiefste entspricht dem Gefrierpunkt des Meereswassers — 3.6° C.

Die Abnahme der Temperatur mit der Tiefe ist natürlich weniger gross in den polaren als in den temperirten und tropischen Gewässern. An der Küste von Grönland wurde im August 1877 an der Oberfläche + 3°, bei 37 m Tiefe 0°, bei 3000 m Tiefe auf dem Boden — 1.5° gemessen. Im äquatorialen Theile des Pacifik fand die Gazelle an der Oberfläche + 29°, in 3000 m Tiefe + 1.6° C.

Die Tiefenisothermen von je 1° C. Unterschied folgen sich von der Oberfläche nach unten zunächst sehr rasch, dann allmählich langsamer. So nimmt die Temperatur im äquatorialen Pacifik in der Tiefe von 0 bis 200 Faden um 1° pro 10 Faden ab. Dann werden die Abstände rasch grösser. Die Isotherme von 3° erstreckt sich von 1000 bis 1400 Faden Tiefe, dann herrscht bis zum Boden (2400 Faden) eine ziemlich gleichmässige Temperatur von + 2°.[1]) Die zuletzt erwähnten grossen Tiefen haben für das Pflanzenleben nur ganz untergeordnete Bedeutung.

Im Mittelmeer hören die täglichen Temperaturschwankungen in 18 m Tiefe, die jährlichen in 400 m Tiefe auf; in der Chinasee hört die Wirkung der Jahreszeiten bereits bei 185 m mit einer Temperatur von + 15.6° C. auf. Die jährlichen Schwankungen betragen in der tropischen Zone des Atlantik 2.4° C., in der gemässigten Zone 7.2°.[2]) Seichte Meeresspiegel und Binnengewässer zeigen grössere Schwankungen als die offene See. Folgende Tabelle giebt eine Vorstellung von den Temperaturverhältnissen in einem mitteleuropäischen Binnensee:

Temperatur des Plöner-Sees nach Ule 1892 (U.) und Apstein 1893 (A.).

Tag	5	19	30	24	4	2	11
Monat	II (A.)	III (A.)	IV (A.)	V (U.)	VI (A.)	VII (A.)	VIII (U.)
0 m . .	0.6°	3.5°	8°	13.6°	13.7°	15°	16.3°
40 m . .	2.5°	2.5°	5°	5.3°	5.5°	5.6°	6.3°

In den Thermen erreicht das Wasser in einigen Fällen (Japan, Mexiko, Süd-Amerika, Atlas) über 90°, doch kommen dieselben bezw. ihre Ausflüsse erst unter 60° in Betracht. Der sich in constant hoher Temperatur befindlichen Flora der Thermen steht die in constant niedriger Temperatur befindliche Schnee- und Eisflora gegenüber.

Licht. Die Tiefe bis zu welcher das Licht in das Wasser dringt, ist natürlich von der Klarheit des letzteren abhängig und daher in hohem Grade von Ort und Zeit beeinflusst. Fol und Sarrasin fanden im Genfer See, im September, noch bei 170 m eine leichte, bei 120 m aber eine kräftige Schwärzung der photographischen Platte. Im April war sogar bei 250 m Tiefe das Licht noch nicht ganz erloschen.

Die verschiedenen Strahlen des Spectrums werden in sehr ungleicher Weise absorbirt, die stärker brechbaren von Grün bis Indigo weniger als die schwach brechbaren im Roth und Gelb. So lässt, nach Hüffner, eine 180 cm lange Säule reinen Wassers nur etwa 50% des Roth, aber 90% des Grün und 95% des Indigo durch. Diese Ungleichheit, auf welcher die Farbe des Wassers beruht, scheint ohne Bedeutung für das Pflanzenleben zu sein. Vielmehr wirkt, nach Versuchen Oltmann's, die Farbe des Meeres lediglich als Schattendecke.

---

[1]) Alle diese Zahlen nach Walther, Allgem. Meereskunde.

[2]) Walther, Einleitung.

II. Die Vegetation des Meeres.

Einleitung. Die Familien der Meeresflora. **1. Das Benthos.** § 1. Allgemeines. Lithophyten, Sand- und Schlammpflanzen. Epiphyten. Photische Region: Auftauchender Gürtel, untergetauchter Gürtel. Horizontale Gliederung. — § 2. Das Benthos der tropischen Meere. Sargassum. Pflanzenarmuth des auftauchenden Gürtels. — § 3. Das Benthos der warmtemperirten Meere. Gliederung desselben im Golf von Neapel, nach Berthold. Vorwiegende Bedeutung des Lichtes. Lichtperiodicität und Bewegungsperiodicität. — § 4. Das Benthos der kalttemperirten Meere. Vorherrschen der Braunalgen. Auftauchender und untergetauchter Gürtel. Zurücktreten der Lichtwirkungen. Temperatur und Periodicität. Laubwechsel. Südliche temperirte Meere. — § 5. Das arktische Benthos. Grosse Ueppigkeit. Rolle der Fucaceen und der Laminariaceen. Standorte. Periodicität. **2. Das pelagische Plankton.** Systematische Zusammensetzung. Oekologische Eigenthümlichkeiten. Lichtregionen. Klimazonen.

Die Flora des Meeres weist nur wenige Phanerogamen auf, die sogenannten Seegräser, die sämmtlich auf das Benthos beschränkt sind und zu zwei Familien, den Potamogetonaceen und Hydrocharitaccen gehören.

Die Potamogetonaceen sind vertreten durch 5 Arten von Zostera, 2 Phyllospadix, 2 Posidonia, 1 Ruppia (mehr brackisch), 7 Cymodocea, 2 Halodule. Die Hydrocharitaceen des Meeres sind mehrere Halophila, 1 Enhalus, 2 Thalassia (Ascherson).

Die Pteridophyten und Bryophyten fehlen im Meere gänzlich. Die Hauptmasse der Meeresvegetation ist von Algen gebildet, die sich auf die verschiedensten Klassen und Ordnungen vertheilen. Die stattlicheren, durch ihre Dimensionen und ihre Gliederung den Gefässpflanzen und Moosen vergleichbaren Algen sind Rhodophyceen, Phaeophyceen, weniger Chlorophyceen. Sie gehören sämmtlich dem Benthos an. Die kleinen, mit dem blossen Auge eben noch oder nicht mehr sichtbaren Algen sind vorwiegend Cyanophyceen (Oscillarien), Diatomaceen und Peridineen, weniger Grünalgen (Protococcaceen etc.). Solche mikrophytische Algen bilden die Haupmasse des pflanzlichen Plankton, sie sind aber auch im Benthos reichlich vorhanden. Die Pilze

sind im Meere nur durch wenige mikroskopische Formen vertreten. Die Bacterien treten im Flachwasser der Küsten massenhaft, in der Hochsee nur wenig auf; sie bedingen theilweise die Erscheinung des diffusen Meerleuchtens.

1. Das Benthos.

§ 1. **Allgemeines.** Die Benthospflanzen der Meere sind ganz vorwiegend Lithophyten. Ihre massiven Formen sind durch starke Haftscheiben mit der Unterlage verbunden (Fig. 476 *a*), während bei kleinen Formen entsprechend einfachere Vorrichtungen, bei den Diatomaceen Gallertstiele (Fig. 477) zur Verwendung kommen. Die Zahl der auf schlammigem oder sandigem Boden gedeihenden Arten ist eine geringe. Solche Standorte stellen in grösseren Tiefen oder in bewegtem Wasser Wüsten dar, auf welchen nur Steine, Muscheln und Korallen einige Vegetation zeigen, während sie allerdings in sehr ruhigen und seichten Buchten von den fluthenden Wiesen der Seegräser überzogen zu sein pflegen. Nur wenige Algen gedeihen auf Sand oder Schlamm, so z. B. die Arten von Caulerpa und einige andere Siphoneen, welche dementsprechend mit wurzelähnlichen, in den Boden dringenden Befestigungsorganen versehen sind (Fig. 480).

Die Zahl der epiphytisch lebenden Algen ist eine grosse. Dieselben sind vielfach mit den Lithophyten identisch und weisen keine besonderen Anpassungen auf (Fig. 476 *d*). Auch hemiparasitische Formen sind namentlich unter den Florideen häufig (Fig. 476 *e*).

Die makrophytischen Algen sind beinahe ausschliesslich, die Phanerogamen ausnahmslos Bewohner der photischen Region. Diese Region kann wiederum in zwei Gürtel zergliedert werden, den auftauchenden und den untergetauchten.

Der auftauchende Gürtel erstreckt sich von der Ebbegrenze bis um so höher über die Flutgrenze, als die Brandung stärker ist. Seine Flora ist eine charakteristische und an die dort gegebenen Bedingungen: Intensives Licht, starke Bewegung, Wechsel von Wasser und Luft gebunden. Er zeigt sich meistens wiederum in Stufen ungleicher Emersionsdauer eingetheilt. Die Gewächse der untersten Stufe sind dicht oberhalb der Ebbegrenze befestigt, so dass sie stets mit dem grössten Theile ihrer Glieder submers bleiben; hier sind die günstigsten Bedingungen und daher die stattlichsten Pflanzen vorhanden. Die oberste Stufe hingegen bietet die Gefahr der Austrocknung und ist dementsprechend kümmerlich bewachsen. Dichter, niederer Wuchs, starke Verdickung der Membranen, sparrige, straffe Verzweigung sind,



Fig. 475. Seegräser. *1* Zostera marina L., Nordsee. 1/2 nat. Gr. *2* Inflorescenz ders. Nat. Gr. *3* Posidonia oceanica Dec., Mittelmeer. 1/2 nat. Gr.

für die meisten auftauchenden Gewächse — es sind ausschliesslich Algen — charakteristisch.

Dem untergetauchten Gürtel gehören sämmtliche Phanerogamen und die grosse Masse der Algenvegetation an. Auch hier

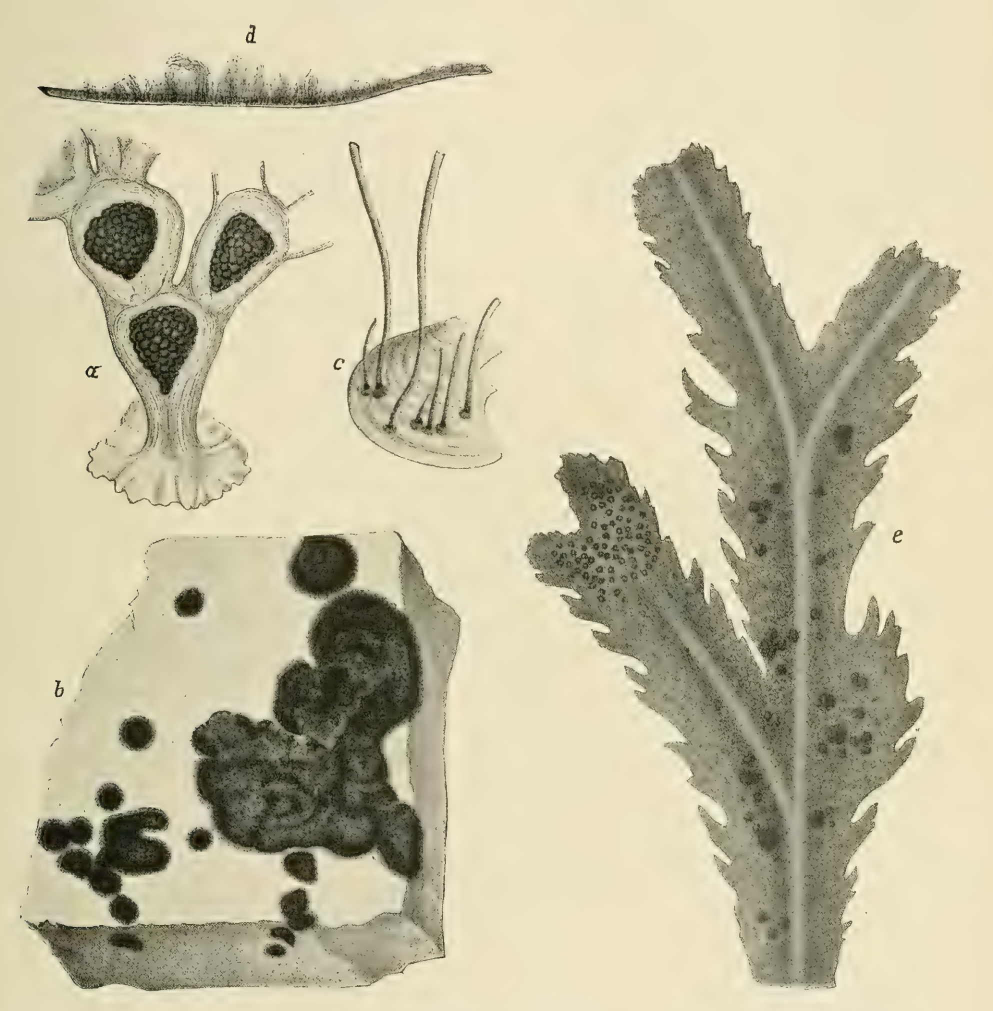


Fig. 476. *a* Ciadophora pygmaea Rke, Basis mit Haftscheibe. Vergr. 600. *b* Ralfsia verrucosa Aresch. sp. 1/2 nat. Gr. *c* Chorda filum. Basalstück 1/1. *d* Desmotrichum balticum Kütz. auf Zostera 1/1. *e* Microspongium gelatinosum Rke epiphyt. auf Fucus serratus.

lassen sich Tiefenstufen unterscheiden, welche jedoch auf der Abnahme der Beleuchtung bei zunehmender Tiefe, also auf einem anderen Factor beruhen, als im auftauchenden Gürtel.

Vielfach zeigen sich die Grünalgen hauptsächlich im oberen, die Braunalgen im mittleren, die Rothalgen im untersten Theile des Gürtels

vorherrschend; doch ist solcher Zusammenhang zwischen der Farbe der Algen und der Tiefe des Standortes keineswegs so allgemein und so ausgeprägt, als es ältere Autoren, namentlich Oerstedt, annahmen, die auf demselben sogar eine Gliederung in Regionen gründeten. Namentlich zeigen sich die Phaeophyceen im oberen, die Chlorophyceen im mittleren Theile des Gürtels manchmal vorherrschend, während die Rhodophyceen allerdings die untersten Lichtstufen zu beherrschen pflegen. Die Rothalgen kommen übrigens auch deswegen mit zunehmender Tiefe mehr zur Geltung, weil sie überaus lichtempfindlich sind und in der stärkeren Beleuchtung der Oberfläche einer Verfärbung unterliegen, die nicht nothwendig eine Beeinträchtigung ihrer Lebensthätigkeit bedingt.

Für die horizontale topographische Gliederung kommt wiederum das Licht in erster Linie in Betracht; manche Arten der Tiefe, z. B. Florideen, kommen an schattigen Stellen auch in der Nähe der Oberfläche vor. Ferner ist die Stärke der Bewegung von Bedeutung. So wachsen viele Corallineen in sehr bewegtem Wasser, während die Cystoseiren und Padina Pavonia auf ruhigere Standorte beschränkt, die Arten des Sandes und Schlammes nur in ganz stillem Wasser vertreten sind. Wechsel im Salzgehalt des Wassers, z. B. in der Nähe der Flussmündungen, bedingt wichtige Unterschiede. Neue Formen treten zum Vorschein, andere, weit zahlreichere verschwinden. Aehnliches gilt von der organischen Verunreinigung des Wassers an Cloaken und Canalmündungen.

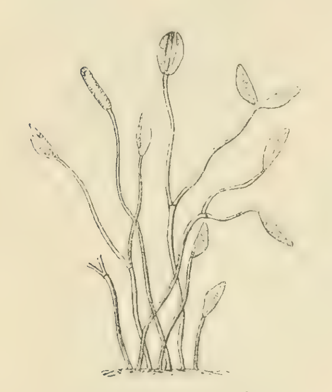


Fig. 477. Cymbella cistula Hemp. (Diatomaceae). Langgestielte Colonie. Verg. Nach W. Smith.

§ 2. **Das Benthos der tropischen Meere.** Im Gegensatz zu der Landvegetation ist die tropische Meeresvegetation weniger üppig und anscheinend weniger formenreich als diejenige der temperirten und polaren Zonen. Nur wenige, meist kleine Formenkreise sind ausschliesslich oder ganz vorwiegend tropisch, wie die marinen Hydrocharitaceen (Halophila, Enhalus, Thalassia), die Arten von Halodule und die meisten von Cymodocea unter den Potamogetonaceen, die Valoniaceen, Dasycladaceen, Caulerpaceen, Codiaceen unter den Chlorophyceen. Rhodophyceen sind reich, Phaeophyceen schwach vertreten Doch gehört zu der letztgenannten Klasse eine Gattung besonders stattlicher, reichgegliederter, formenreicher und häufiger Formen der tropischen Meere, Sargassum, allen Seefahrern bekannt durch das Vorkommen abgerissener, an der Meeresoberfläche, oft weit von den Küsten schwimmender Aeste von gelblicher Farbe. Die Erscheinung ist be-

sonders auffallend im tropischen Atlantik, und hat dort zur Fabel eines „Sargassomeers“ geführt, wo die Alge, wohl stets Sargassum bacciferum, schwimmende Wiesen bilden sollte (Fig. 479). Nur wenige Algenarten, wenigstens unter denjenigen grösserer Verbreitung, sind auf die von den Wendekreisen begrenzte Zone eingeschränkt; die meisten werden auch ausserhalb derselben in den wärmeren Theilen der Oceane angetroffen. Es wird daher nöthig sein, die tropische Zone der Meeresvegetation nach Norden und Süden über die Wendekreise hinauszudehnen. Doch zeigen sich schon im Mittelmeer Erscheinungen des Pflanzenlebens, welche mit dem Wechsel der Jahreszeiten im temperirten Klima zusammenhängen und in den Tropen undenkbar sind.

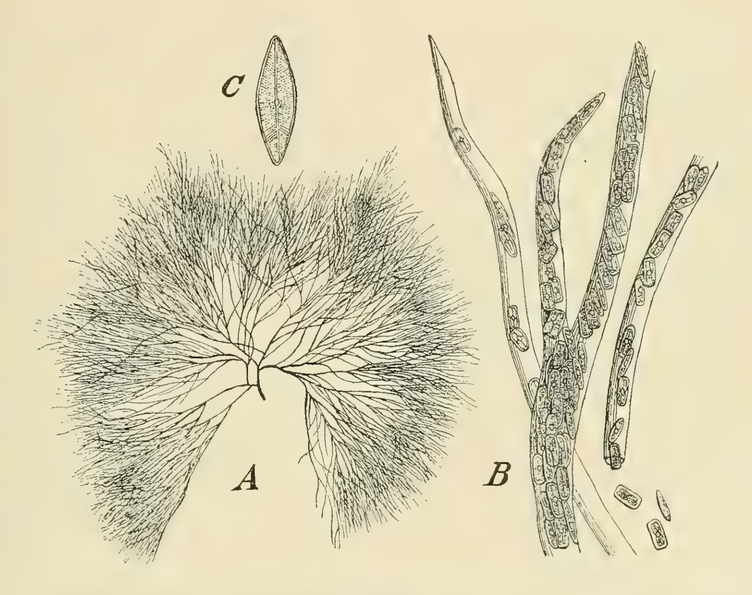


Fig. 478. Navicula Grevillii. Ag. (Diatom.). Baumartige Colonie. *A* Verzweigtes Bäumchen. *B* Einige Schlauchenden mit Zellen. *C* Einzelzelle. Nach Schütt in: Nat. Pflanzenfamilien.

Die Benthosvegetation der tropischen Meere ist zur Zeit noch sehr ungenau bekannt. Kein wissenschaftlicher Reisender scheint ihr bis jetzt eine genauere Untersuchung gewidmet zu haben. Auch ich habe derselben auf meinen tropischen Reisen besondere Aufmerksamkeit nicht geschenkt. Im Vergleich zu den Küsten nördlicherer Meere, z. B. denjenigen der Riviera, ist mir der auftauchende Gürtel ausserordentlich arm an Algen erschienen, so auf den kleinen Antillen, an den felsigen Küsten bei Singapore und an der Küste Java's. Eine Ausnahme machen jedoch in der neuen wie in der alten Welt die Mangroven, deren im Bereich der Gezeiten befindliche Wurzeln und Stammbasen einen dichten Ueberzug schmutzig violetter Florideen (in

Süd-Brasilien: Catenella impudica Kutz. und Bostrychia radicans Mont. f. brasiliana)[1]) aufwiesen.

Die allerdings sehr flüchtige Betrachtung des untergetauchten Gürtels an Korallenbänken des Javameeres ergab auch dort nur geringe Ergebnisse. Eine Ausnahme machte bloss eine Halimeda, wahrscheinlich H. Opuntia, welche überall, häufig auch am Ufer angeschwemmt, auftrat.



Fig. 479. Sargassum bacciferum. Nat. Gr. Nach Kützing.

Dass eine Zunahme der Vegetation in der Tiefe stattfindet, erscheint bei der Lichtempfindlichkeit der meisten Algen und den Verhältnissen im Mittelmeer wahrscheinlich. Auch die Ueppigkeit des Algenwachsthums im Schatten der Mangrove spricht dafür.

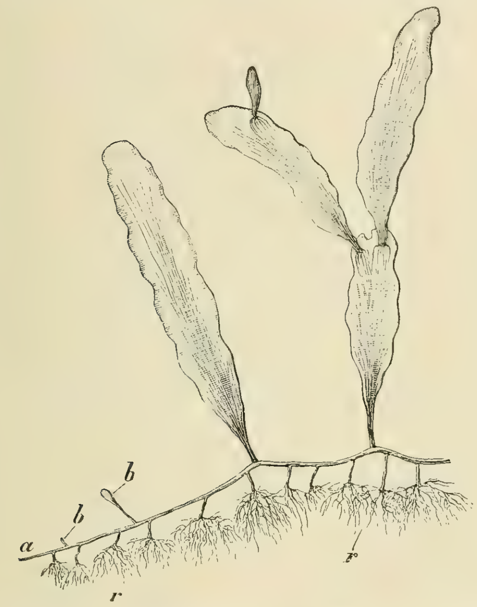
§ 3. **Das Benthos der warmtemperirten Meere.** Die warmtemperirten Meere sind in Bezug auf geograhische Verbreitung der Algen genauer erforscht worden als die tropischen und haben das Vorhandensein mehrerer mehr oder weniger scharf begrenzter Bezirke ergeben. So ist die Algenflora des Rothen Meeres sehr verschieden von derjenigen des Mittelmeeres und das australische Meer ist floristisch ebenso eigenartig wie das australische Festland. Die Unterschiede dürften in der Mehrzahl der Fälle mehr auf historischen, entwickelungsgeschichtlichen, als auf gegenwärtigen, physiologischen Ursachen beruhen. So ist z. B. nicht zu ersehen, welche physiologisch wirkenden Factoren die grossen Unterschiede der Meeresflora auf beiden Seiten des Suez-Isthmus bedingen sollen. Dass in anderen Fällen gegenwärtige Ursachen, wie Salzgehalt, Beeinflussung der Temperatur durch Strömungen etc., mehr oder weniger an den Unterschieden be-

[1]) Nach Bestimmung von Prof. M. Möbius, mitgetheilt von Prof. H. Schenck.

theiligt sein können, erscheint allerdings nicht ausgeschlossen. Doch liegen zur Zeit darüber keine Untersuchungen vor.

Berthold hat von der Algenvegetation des Golfes von Neapel eine ökologisch pflanzengeographische Charakteristik gegeben, die in jeder Hinsicht befriedigend erscheint und für die anderen warmtemperirten Meere weitgehende Gültigkeit haben dürfte.

Die Küste des Golfes von Neapel ist vornehmlich felsig; sie weist aber auch schlammige und sandige Standorte auf. Der auftauchende Gürtel ist, wie überall, nur auf steiniger Unterlage bewachsen. Manche Arten kommen da in üppiger Entwickelung vor, welche im untergetauchten



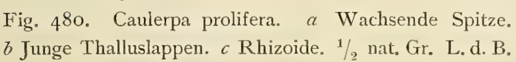


Fig. 480. Caulerpa prolifera. *a* Wachsende Spitze. *b* Junge Thalluslappen. *c* Rhizoide. $^1/_2$ nat. Gr. L. d. B.



Fig. 481. Acetabularia mediterranea. Nat. Gr. L. d. B.

Gürtel fehlen oder spärlich sind, z. B. Rhodophyceen aus den Gattungen Porphyra, Ceramium, Callithamnion, Bangia und verschiedene Chlorophyceen, namentlich Ulva-Arten.

Der untergetauchte Gürtel besitzt eine viel grössere Breite und eine viel reichere Flora als der übertauchende; er ist in der Nähe von Capri noch bei 120—130 m Tiefe üppig bewachsen. Der Sandboden ist von Wiesen der Posidonia oceanica überzogen, die bei 60 m Tiefe noch zusammenhängend sind, bei 80—100 m aber nur noch vereinzelte Pflanzen aufweisen. Bis zur Tiefe von 15 m tritt Caulerpa prolifera (Fig. 480) mit Posidonia auf. Doch wächst dieselbe vornehmlich auf schlammigem Boden, wo Zostera marina und minor stellenweise dichte Bestände bilden. Andere Algen dieser Formationen sind Epiphyten der Seegräser

oder Lithophyten, die an einzelnen Steinen oder Muscheln befestigt sind. Eine schon mässige Bewegung des Wassers durchwühlt den lockeren Boden und schliesst jede Vegetation auf demselben aus.

Die formenreiche Lithophytenvegetation des untergetauchten Gürtels ist in mannigfache Formationen gegliedert, deren Unterschiede namentlich durch solche der Beleuchtung bedingt sind. Die Veränderung der Flora entsprechend der Lichtabnahme in der Tiefe ist hier sehr ausgeprägt. Sie wiederholt sich bis zu einem gewissen Grade in horizontaler Richtung, entsprechend den durch die Unregelmässigkeit der Küste bedingten mannigfachen Abstufungen von Licht und Schatten. Doch zeigen sich nicht alle Formen der Tiefe an den gleichbeleuchteten Standorten der Oberfläche. Die schattenliebenden Arten sind, wie überall, vornehmlich Rothalgen, wie Lithophyllum-, Lithothamnium-Arten etc. Dagegen suchen die Braunalgen vornehmlich helle Stellen auf. Die schirmförmige grüne Acetabularia mediterranea (Fig. 481), die scheibenförmige braune Padina pavonia gehören zu den ausgesprochenen Sonnenalgen. Auch einige Florideen sind ausgesprochen lichthold, z. B. Arten von Laurencia, Ceramium; sie besitzen in solchen Fällen düstere Farben und nehmen nur, wenn sie zufällig im Schatten wachsen, das leuchtende Roth an, das ihre lichtscheuen Verwandten auszeichnet.

Die Lichtempfindlichkeit hat bei den Algen des Mittelmeeres — und wahrscheinlich aller Meere niederer Breiten — Anpassungen hervorgerufen, welche in kälteren Meeren zwar nicht fehlen, aber der geringeren Lichtintensität halber weniger stark zur Entwickelung kamen. Die in einem früheren Abschnitte dieses Buches (S. 66) geschilderten Schutzvorrichtungen von Algen gegen zu starkes Licht sind sämmtlich von Berthold bei Neapel entdeckt worden und treten auch z. B. an der Riviera auf. Die Arten, welchen in hohem Grade die Fähigkeit zukommt, sich der jeweiligen Lichtintensität anzupassen, vermögen ungleiche Grade der Helligkeit unbeschädigt zu ertragen, während gewisse Florideen, in Folge mangelnder Plasticität, so lichtscheu sind, dass sie sich noch bei 60 m Tiefe in den Schatten verkriechen (Palmophyllum, Cruoriopsis etc.).

Die im Mittelmeer und wohl noch in anderen warmtemperirten Meeren sehr ausgeprägte Periodicität der Meeresvegetation stehen ebenfalls wesentlich mit dem Lichte im Zusammenhang.

Ganz allgemein entspricht im Mittelmeer die Vegetationszeit in der Nähe der Oberfläche hauptsächlich den Winter- und Frühjahrsmonaten, in der Tiefe den Herbst- und Sommermonaten, entsprechend den Bedingungen der Beleuchtung.

Namentlich scharf zeigt sich der Wechsel für die Phaeophyceen, welche im Hochsommer in der Tiefe die Florideen überwiegen, während

letztere in anderen Jahreszeiten die Herrschaft in allen lichtschwachen Standorten besitzen.

Offene Standorte, die während des Winters in üppiger Vegetation prangen, sind zur Sommerszeit verödet. Manche Algenformen der oberen Gürtel sind im Winter Sonnenpflanzen (z. B. Arten von Plocamium, Callithamnion, Phyllophora nervosa, Ph. Heredia, Cutleria etc.). Viele Arten zeigen sich im Winter in der Höhe, im Sommer in der Tiefe (z. B. Stilophoren, Nereia filiformis etc.). Ganz besonders merkwürdig aber sind Arten mit ungleichen, der jeweiligen Beleuchtung entsprechenden Winterform und Sommerform mit Unterschieden in der Behaarung und Verzweigung (z. B. Stypocaulon scoparium, Halopteris filicina etc.).

Andere Factoren als das Licht nehmen an den periodischen Erscheinungen nur untergeordneten oder keinen Antheil. Namentlich gilt dies von der Wärme, welche ohne sichtbare Wirkungen bleibt, während dem Wechsel der Bewegung mit der Jahreszeit an einzelnen Standorten in der Höhe der Oberfläche grössere Bedeutung zukommt. So ist der Wellenschlag an frei exponirten Felsen des Aussengolfs von Neapel während des Sommers schwächer als während des Winters und Frühjahrs. Die starker Brandung ausgesetzten Felsen sind in Folge dessen, trotz stärkerer Lichtintensität, im Spätfrühjahr und Frühherbst, stellenweise sogar im Sommer, stärker bewachsen als im Winter.

Das im Vorhergehenden, wesentlich nach Berthold Mitgetheilte bezieht sich nur auf die photische Region. Ueber die dysphotische Region des Golfs von Neapel sind wir schon deswegen wenig unterrichtet, weil Berthold die in derselben hauptsächlich vertretenen Diatomaceen und anderen Mikrophyten nicht berücksichtigt hat. Er sagt daher nur, dass von einer gewissen, je nach Durchleuchtung des Wassers, Exposition, Bewegung etc. schwankenden Tiefe an das Leben der Algen kümmerlich wird. Ueber die aphotische Region ist überhaupt nichts bekannt. Nach den später zu erwähnenden Befunden im aphotischen Plankton ist anzunehmen, dass das aphotische Benthos wenigstens Bacterien besitzt.

§ 4. **Das Benthos der kalttemperirten Meere.** Es ist der Algenfloristik bereits gelungen, die kalttemperirten Meere in eine Anzahl wohl begrenzter Bezirke einzutheilen, von welchen jedoch nur zwei die Nordsee und die Ostsee, bis jetzt in Bezug auf den Charakter ihrer Formationen und dessen Abhängigkeit von äusseren Factoren näher untersucht worden sind. Unsere beiden deutschen Meere bieten übrigens grosse Unterschiede und die für ihr Benthos gewonnenen Gesichtspunkte dürften daher weitgehende Gültigkeit besitzen. Die Nordsee schliesst sich in Bezug auf Salzgehalt und Gezeiten dem Atlantik an, während die Ostsee, ein echtes Binnenmeer, nur schwache Gezeiten

besitzt und in östlicher Richtung eine steigende Versüssung erfährt. Diesen wesentlichen Unterschieden entsprechen solche der Vegetation.

Wie überhaupt in den kalttemperirten Meeren, kommt auch in der Nord- und Ostsee, in Bezug auf Grösse und massenhaftes Auftreten der Individuen, den Braunalgen die erste Stelle zu. Fucus vesiculosus bedingt den Vegetationscharakter unserer felsigen Küsten in den obersten Gürteln, Fucus serratus und Laminaria-Arten sind in grösserer Tiefe nicht weniger gemein. Noch andere Phaeophyceenfamilien sind durch häufige Arten vertreten, namentlich die Ectocarpaceen, kleine, fadenförmige Algen, die sich überall in grossem Formenreichthum zeigen. Die Rhodophyceen kommen wohl seltener durch so massenhaftes Auftreten zur Geltung, wie es an manchen Punkten der Mittelmeerküste geschieht. Sie sind nichts destoweniger durch zahlreiche, häufige Arten von theilweise ziemlich beträchtlichen Dimensionen vertreten, so namentlich durch solche von Porphyra, Chondrus, Gigartina, Phyllophora, Plocamium, Delesseria, Polysiphonia. Callithamnion, Ceramium, Corallina etc. Die Grünalgen bieten weniger Abwechselung; es sind Arten von Ulva, Enteromorpha, Cladophora etc. Die Phanerogamen sind durch eine einzige, allerdings häufige und gesellige Art vertreten, die Potamogetonacee Zostera marina.



Fig. 483. Fucus vesiculosus. Zweigstück. *b* Blasen. *f* Conceptakelstände. $^1/_3$ nat. Gr. L. d. B.

Die Anordnung der Arten in horizontaler und vertikaler Richtung ist von ähnlichen Factoren wie im Mittelmeer abhängig, die letztere jedoch weniger ausgeprägt.

Der auftauchende Gürtel ist viel breiter in der Nordsee mit ihren starken Gezeiten, als in der Ostsee. Er ist ausserdem in ersterer stets eisfrei, in letzterer stellenweise während des Winters vereist. Diese Unterschiede bedingen solche der Vegetation. So ist an der eisfreien, starkem Wechsel von Ebbe und Flut ausgesetzten Küste Süd-Norwegens der auftauchende Gürtel reicher bewachsen, als der untergetauchte, während an der Küste des Kattegat mit fehlenden Gezeiten und häufiger Vereisung das Verhältniss sich umkehrt (Kjellman).

Wie im Mittelmeer, sind nur die felsigen Partieen des auftauchenden Gürtels bewachsen, während Geröll-, Sand- und Schlammboden in Folge der Brandung pflanzenleer bleiben. Auch hier sind für die abwechselnd in Luft und Wasser befindlichen Standorte manche Arten charakteristisch.



Fig. 484. Felsen in Helgoland zur Ebbezeit. Fucus serratus.
Nach einer Photographie von Herrn Dr. P. Kuckuck.

So zeigt sich Fucus vesiculosus vornehmlich im auftauchenden Gürtel und bedeckt für sich allein weite Strecken. Auch an Ulva-Arten fehlt es nicht. An ähnliche Bedingungen gebunden sind Kjellman's Nemaliumformation, die am Kattegat vornehmlich von Nemalium multifidum gebildet ist, und dessen Porphyraformation (Porphyra vulgaris), die etwas oberhalb der Nemaliumformation glatte Felsenflächen einnimmt.

Der untergetauchte Gürtel der photischen Region zeigt im Allgemeinen eine viel formenreichere und üppigere Vegetation als der auftauchende. Hier bedecken Wiesen der Zostera marina den sandigen oder schlammigen Boden seichter, stiller Buchten; sie dehnen sich, nach Reinke, in der Ostsee bis 10 m Tiefe aus. In lockerem Boden wurzelnde Algen, wie die Caulerpen und manche andere Siphoneen der warmen Meere fehlen hier gänzlich. Sämmtliche Algen sind Lithophyten, Epiphyten oder Parasiten. Die Anordnung der Arten in vertikaler und horizontaler Richtung wird, entsprechend der weniger intensiven Beleuchtung auch weniger von derselben regulirt, als im Mittelmeer. Eine so deutliche Gliederung der photischen Region in Lichtstufen, wie sie dort durch Berthold nachgewiesen wurde, scheint in der Nord- und Ostsee zu fehlen; auch der Unterschied schattiger und sonniger Standorte gleicher Tiefen kommt in der Vegetation nur wenig zum Ausdruck. Die horizontale Gliederung wird in höherem Grade durch die Stärke der Bewegung, namentlich aber durch den Salzgehalt bedingt. Die Armut der Algenflora der Ostsee im Vergleich zur Nordsee ist durch ihren geringen Salzgehalt bedingt und nimmt, entsprechend der Abnahme des letzteren, von Westen nach Osten zu.

Die periodischen Erscheinungen sind in den kalttemperirten Meeren viel weniger von den Unterschieden des Lichts als denjenigen der Temperatur in den verschiedenen Jahreszeiten abhängig. Während in Meeren mit mildem, mässig hellem Winter und sehr hellem Sommer die Algenvegetation im Winter üppiger ist als im Sommer, ist in kalttemperirten Meeren die winterliche Algenvegetation viel schwächer als die sommerliche.

Kuckuck entwickelt folgendes Bild der Algenvegetation an der Küste Helgoland's in den verschiedenen Jahreszeiten: „Der Winter ist ärmer an Arten als der Sommer. Kommt dann der Frühling heran, so erscheinen nach und nach die Repräsentanten der einzelnen Perioden. So bedeckt sich die sogenannte Wittkliff, ein aus Muschelkalk bestehendes Riff an der Nordspitze der Düne, im März und April mit den frischgrünen Büscheln und Rasen verschiedener Cladophoren, sowie mit den gelbbraunen, später wieder der Brandung weichenden Blättern von Laminaria saccharina. Mit dem vorschreitenden Frühling wird diese Vegetation verdrängt durch die immer kräftiger heranwachsende Polysiphonia urceolata, die schliesslich im Mai mit ihren dunkelrothen, bis 0.3 m langen Exemplaren die ganzen Felsen überzieht.

Im Juni fängt sie an zurückzugehen und im Juli ist sie verschwunden, um für kurze Zeit einigen rasch vergänglichen Enteromorpha-Arten Platz zu machen. Im August und September dominirt Cladostephus spongiosus und färbt die Klippe braun, bis auch diese kahl und unscheinbar wird. Während der kälteren Wintermonate, wo die emergierende Klippe sich oft mit einer Eiskruste überzieht, finden sich dann nur die krüppelhaften Stümpfe verschiedener Algen, und allein krustenförmige Algen, wie Ralfsia, oder rasenförmige, wie die Klippenform von Corallina officinalis, scheinen jetzt gut zu gedeihen, bis dann Licht und Wärme den Jahrescyclus von Neuem beginnen lassen.“ [1])



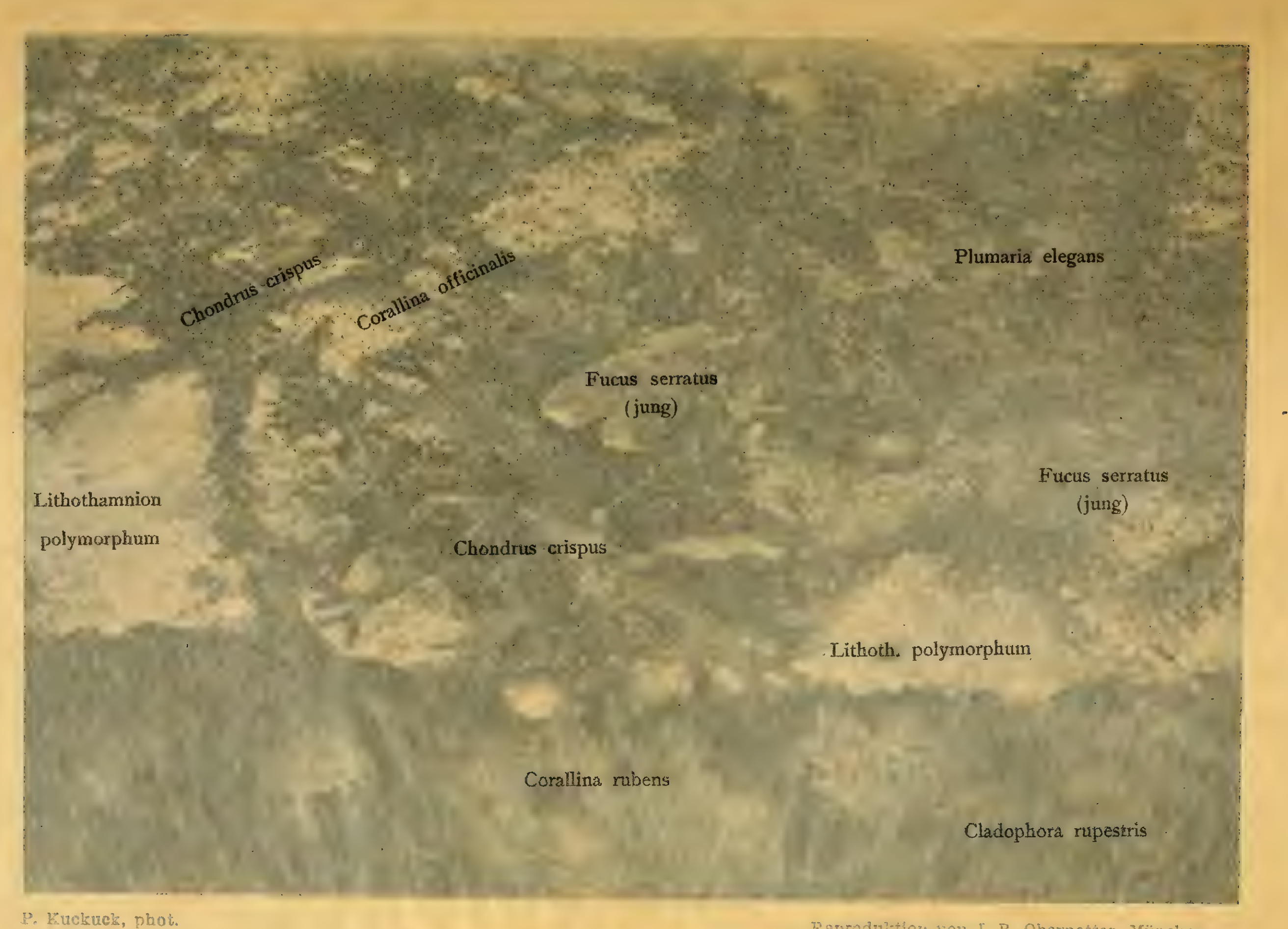
Fig. 485. Desmarestia aculeata (L.) Lamx. Nat. Gr. Nach Kjellman in Natürl. Pflanzenfamilien.



Fig. 486. Laminaria digitata f. Cloustoni. Oben das alte, unten das neue Thallusblatt. $^1/_3$ nat. Gr. L. d. B.

Während im Mittelmeer die ungleichen Winter- und Sommerformen mancher Algen Anpassungen an die ungleiche Beleuchtung darstellen, sind die noch viel mehr ausgeprägten Unterschiede der Sommer- und Wintervegetation kälterer Meere durch die ungleiche Temperatur bedingt. Die Existenz zahlreicher kurzlebiger Algenarten der Nord- und Ostsee spielt sich innerhalb der Sommermonate ab (z. B. Chorda filum), während nur wenige reine Winterformen sind. Die meisten perennirenden Arten sind in den warmen Monaten vegetativ,

[1]) l. c. S. 446.



P. Kuckuck, phot.

Reproduktion von J. B. Obernetter, München.

Im Juni fängt sie an zurückzugehen und [illegible] zu werden, um für kurze Zeit einigen rasch vergänglichen Ecto[illegible] Platz zu machen. Im August und September dominirt Clad[illegible] und färbt die Klippe braun, bis auch diese kahl und unscheinbar [illegible]. Während der kälteren Wintermonate, wo die emergierende Klippe sich oft mit einer Eiskruste überzieht, finden sich dann nur die krüppelhaften Stümpfe verschiedener [illegible] rasenförmige, wie die Klippenform von Corallina officinalis [illegible] gut zu gedeihen, bis [illegible] Jahre[illegible] beginnen lassen." [1]

Fig. 485. Desmarestia aculeata (L.) Lamx. Nat. Gr. Nach Kjellman in Natürl. Pflanzenfamilien.

Fig. 486. Laminaria digitata f. Clouстoni. Oben das alte, unten das neue Thallusblatt. 1/3 nat. Gr. L. d. B.

Während im Mittelmeer die ungleichen Winter- und Sommerformen mancher Algen Anpassungen an die ungleiche Beleuchtung darstellen, sind die noch viel mehr ausgeprägten Unterschiede der Sommer- und Wintervegetation kälterer Meere durch die ungleiche Temperatur bedingt. Die [illegible] Algenarten der Nord- und Ostsee spielt sich innerhalb der Sommermonate ab (z. B. Chorda filum), während nur wenige reine Winterformen sind. Die meisten perennierenden Arten sind in den wärmen Monaten vegetativ

[1]) l. c. S. 446.

P. Kuckuck, phot.

Reproduktion von J. B. Obernetter, München.

Fig. 487. Felsenvegetation bei Helgoland.

Verlag von **Gustav Fischer**, Jena.

in den kalten reproductiv thätig.[1]) Nur wenige, wie die Fucus-Arten, sind hierin von der Jahreszeit unabhängig und diejenigen, welche nur im Sommer reproductiv thätig sind, treten ebenfalls sehr zurück (Polysiphonia elongata und nigrescens, nach Kjellman).

Die auffallendsten Unterschiede zwischen dem sommerlichen und winterlichen Zustande zeigen sich bei den Arten mit Laubwechsel, namentlich denjenigen, die während des Winters kahl sind. So werfen, nach Kuckuck, unter den Braunalgen Desmarestia aculeata, Cladostephus spongiosus und Cl. verticillatus im Anfang der kalten Jahreszeit ihre assimilirenden Aeste, wodurch die erstgenannte auf ein stachliges Gerippe reducirt wird (Fig. 485). Die entlaubten Pflanzen bedecken sich mit Reproductionsorganen. Verschiedene Rhodophyceen zeigen ähnliches Verhalten. So besitzt Delesseria sanguinea nur im Frühsommer ihre grossen blattförmigen Glieder im intacten Zustande (Fig. 488). Dieselben werden später zerfetzt, so dass die Pflanze im Winter aus den nackten Mittelrippen besteht, welche aber erst dann Antheridien, Cystocarpien und Tetrasporangien erzeugen. Die neue Periode der vegetativen Entwickelung beginnt hier nach der Entleerung der Karposporen im Januar und Februar und wird durch den Umstand, dass die Wintertemperatur bei Helgoland dann am tiefsten sinkt, nicht gehemmt.



Fig. 488. Delesseria sanguinea. $^1/_2$ nat. Gr. L. d. B.

Der Laubwechsel ist bei den Laminarien ebenfalls mit der Jahreszeit im Zusammenhang; doch sind die Pflanzen hier zu keiner Zeit entlaubt (Fig. 486). „Ende October beginnt bei einzelnen Laminarien die Sorusbildung und Ende December, wenn dieselbe bereits allgemein geworden ist, macht sich der erste Ansatz zum Laubwechsel bemerkbar. Zwischen Stiel und Basis schiebt sich als kleine rundliche Ausbreitung der neue Thallus ein, um nach und nach zugleich unter Verlängerung des Stieles heranzuwachsen, bis er schliesslich im März und April eine beträchtliche Grösse (bis 4 m bei L. saccharina) erreicht hat. Während dieses Prozesses ist die Ausbildung der Sporangien beendet worden und hat ihre Entleerung begonnen, die bis in das Frühjahr hinein

[1]) Vgl. über den günstigen Einfluss niederer Temperaturen auf die reproductiven Functionen bei Landpflanzen S. 54.

währt. Das alte Laub, grösstentheils von dem breiten, bandförmigen, nach der Entleerung in Folge des durchscheinenden Markgewebes weissen Sorus eingenommen, ist nun morsch geworden und ein mässiger Aequinoctialsturm genügt, um den jungen Nachwuchs von seinem Ballast zu befreien." [1])

Die photische Region erstreckt sich bis ca. 40 m Tiefe. Die dysphotische Region besitzt nur spärliche und kümmerliche makrophytische Algen, dagegen viele Diatomeen. Wo diese aufhören und die aphotische Region beginnt, ist zur Zeit noch unbekannt.

Die kalttemperirten Meere der südlichen Erdhälfte besitzen eine von den nördlichen Meeren sehr abweichende Flora. Die Seegräser (Zostera Mülleri Irm., Z. Capricorni Aschr., Z. tasmanica Mart., Posidonia australis J. D. Hook) sind zwar an den Küsten des südlichen Australiens, Tasmaniens und Neu-Seelands häufig; sie kommen aber südlicher nicht vor. Die Fucaceen, welche ihre grösste Formenentwickelung in den australischen Meeren



Fig. 489. Macrocystis pyrifera (Turn.) Ag. Sehr stark verkleinert. Nach Hooker u. Harvey.

erfahren, dehnen sich in einer geringen Anzahl Arten noch weiter nach Süden (Auckland, Chatham-Inseln etc.) aus; die Gattung Fucus scheint zu fehlen. Die auffallendste Algenart der südlichen temperirten Meere ist die alle anderen Gewächse an Grösse übertreffende, bis 300 m Länge erreichende Macrocystis pyrifera (Turn.) Ag., die allerdings im nördlichen Pacific, an der amerikanischen Küste wiederkehrt (Fig. 489). Eine zweite Art, M. angustifolia (Bory), ist auf die temperirte Westküste Südamerika's beschränkt.

§ 5. **Das arktische Benthos.** [2]) Die Algenflora des Arktik ist zwar artenarm und bedeckt weniger grosse Areale als in südlicheren Meeren; dagegen übertrifft sie diejenige aller anderen Meere, mit Ausnahme der antarktischen, durch die stattliche Entwickelung eines grossen Theiles

---

[1]) Kuckuck l. c. S. 443—444.

[2]) Kjellman l. c.

ihrer Arten, gerade derjenigen, die gesellig auftreten und die Hauptmasse der Vegetation in allen Jahreszeiten bilden. „Man steht," sagt Kjellman, dem wir die Kenntniss der arktischen Algenvegetation in



Fig. 490. Alaria dolichorhachis, jung. $^3/_5$ nat. Gr. Nach Kjellman.

erster Linie verdanken, „wie vor einem unlöslichen Räthsel, wenn mit dem Schleppnetze aus der Tiefe des Meeres diese von ungebeugter und üppiger Lebenskraft zeugenden kräftigen Pflanzenformen heraufgeholt werden, während eine mächtige Eisdecke sich über das Meer

ausbreitet, die Temperatur der Luft äusserst niedrig ist und nächtliche Finsterniss auch zur Mittagszeit herrscht.“ Diese Flora wird vornehmlich von Phaeophyceen (Laminariaceen, Fucaceen) und Florideen (namentlich Corallinaceen) gebildet, während Grünalgen zurücktreten und im Vergleich zu südlicheren Meeren eine krüppelhafte Entwickelung zeigen.

Die topographische Vertheilung zeigt sich auf weniger verschiedene Standorte eingeschränkt, als in den temperirten Küsten. Sand- und Schlammboden sind — abgesehen von zerstreuten Steinen — unbewachsen; die Seegräser fehlen. Der auftauchende Gürtel ist nur in subarktischen Meeren, z. B. an der Küste Norwegens und an der West-

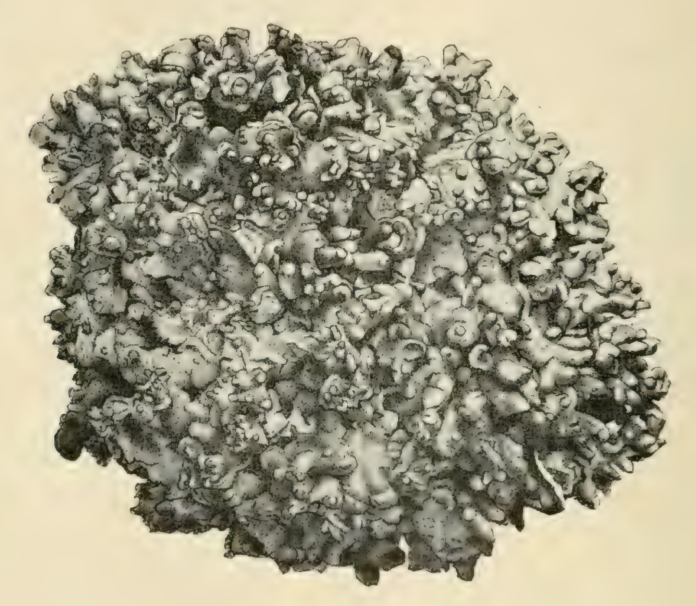


Fig. 491. Lithothamnion glaciale. $^2/_3$ nat. Gr. Nach Kjellman.

küste Grönlands bewachsen. Anderwärts besitzt er keine oder nur eine dürftige Vegetation, weil die Eismassen, welche Brandung und Gezeiten in fortwährender Bewegung halten, durch Abreiben der Felsen jeden Pflanzenwuchs verhindern.

Da wo der auftauchende Gürtel den zerstörenden Wirkungen des Eises nicht ausgesetzt ist, trägt er, wie in temperirten Meeren, vornehmlich Fucaceen. Die subarktischen Meere können geradezu Fucaceen-Meere genannt werden. Der eigentliche Arktik hingegen ist das Meer der Laminariaceen. Hier bilden in gigantischen Gestalten bei 3—10 m Faden Tiefe Alaria- und Laminaria-Arten ausgedehnte Formationen, in deren Schatten lichtscheue Formen gedeihen (Fig. 490). Stellenweise treten an Stelle der Laminariaceen weite Corallinenbänke auf,

namentlich von Lithothamnion- und Lithophyllum-Arten gebildet, denen ebenfalls relativ mächtige Dimensionen zukommen (Fig. 491). Die Armuth der grünen Algenflora ist auf schwache Beleuchtung zurückzuführen, da die Chlorophyceen im Allgemeinen lichtliebend sind.

Die untere Grenze der photischen Region dürfte bei einer Tiefe von 20 Faden zu ziehen sein. Die dysphotische Region entbehrt im norwegischen Polarmeer der Makrophyten, dagegen hat Kjellman bei Spitzbergen Delesseria sinuosa in 85 Faden Tiefe, Ptilota pectinata in der Smeerenbergbai in 150 Faden Tiefe und noch einige andere Arten in ähnlichen Tiefen gefunden. Ueber die zweifellos vorhandenen reichlicheren Mikrophyten der dysphotischen Region liegen noch keine Untersuchungen vor.

In den periodischen Erscheinungen schliessen sich die arktischen Algen den nordtemperierten an; doch fehlt es an Arten, deren ganzer Entwicklungskreis weniger als ein Jahr beansprucht. Im Allgemeinen findet wiederum die vegetative Thätigkeit während des Sommers, die reproduktive während des Winters statt, letztere bei einer Temperatur von — 1° bis — 2° C.

Trotz ihrem Zusammenhang besitzen die verschiedenen Abtheilungen des Eismeers ungleiche Algenfloren, deren Unterschiede sich nur theilweise mit gegenwärtig herrschenden Ursachen, wie mildere Temperatur (Westküste Grönlands und Norwegens), ungleicher Salzgehalt (das sibirische Meer ist salzarm) in Verbindung bringen lassen. Kjellman unterscheidet namentlich drei Bezirke, den spitzbergischen, sibirischen und amerikanischen. Die vorherrschenden Laminariaceen sind in diesen Bezirken theilweise ungleiche Arten.

2. Das pelagische Plankton.[1]

Das Pflanzenreich ist im pelagischen Plankton hauptsächlich durch Diatomaceen, Peridineen und Cyanophyceen vertreten. Diatomaceen sind überall vorhanden und durch Zahl der Formen, wie der Individuen gleich hervortretend. Die Peridineen sind in kalten Meeren individuenreich, in warmen Meeren formenreich. Die Cyanophyceen, vornehmlich Oscillariaceen, sind nur in warmen Meeren massenhaft entwickelt.

Noch einige andere Algenklassen sind im Plankton vertreten, aber meist weniger häufig oder mehr lokal. Zwei Arten der Protococcaceengattung Halosphaera haben für das Plankton warmer Meere einige Bedeutung. Die eigentlichen Flagellaten sind in kalten Meeren u. a. durch Dictyocha-Arten vertreten; die Pyrocysteen, eine mit den Flagellaten anscheinend verwandte Gruppe leuchtender Algen, kommen in warmen Meeren häufig vor. Bacterien treten

[1]) Schütt I u. II.

im Hemiplankton in der Nähe der Küsten massenhaft auf und rufen mit einigen ihrer Arten das „diffuse Meeresleuchten“ hervor. In der Hochsee hingegen sollen sie sehr selten sein.

Die Planktonbewohner müssen im Stande sein, ihre Existenz ganz oder doch zum grössten Theile im freischwebenden Zustande zu verbringen. Hiermit stehen verschiedene Vorrichtungen in Zusammenhang, welche bei den Formen des echten Plankton weit vollkommener zu sein

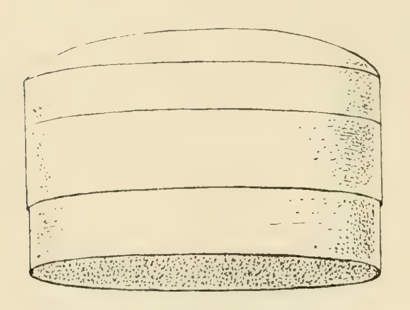


Fig. 492. Antelminellia gigas Castr. Vergr. 26. Nach Schütt.

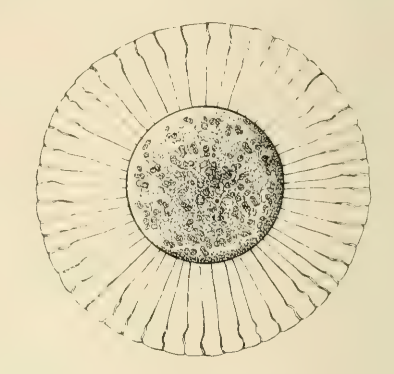


Fig. 493. Planktoniella Sol (Well.) Schütt. Vergr. 190. Nach Schütt.

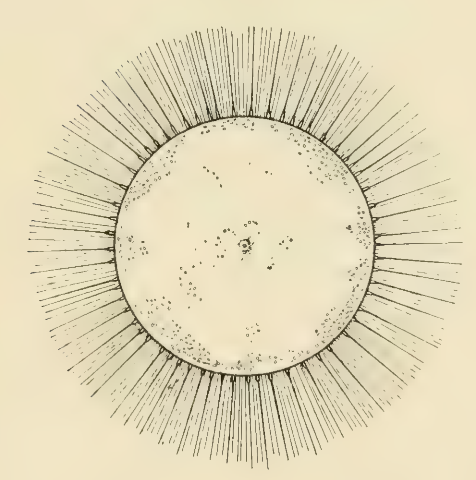


Fig. 494. Gossleriella tropica Schütt. Vergr. 150. Nach Schütt.



Fig. 495. Ornithocercus splendidus. Schütt. (Peridinee.) Ventralseite. Vergr. 150.

pflegen als im Hemiplankton, dessen Bestandteile daher zeitweise, namentlich in der Reproduktionsperiode, zum Boden sinken. Diesbezügliche Anpassungen haben sich nach zwei Richtungen entwickelt. Verminderung des specifischen Gewichtes und Vergrösserung der Oberfläche, letztere bei möglichst geringer Verwendung schweren Materials, ermöglichen entweder gleichzeitig oder erstere für sich allein das dauernde Schweben der Planktonalgen.

Die specifisch leichten Inhaltsbestandtheile, deren Auftreten als Anpassung an das Schweben zu betrachten sind, bestehen nach Klebahn, in den Cyanophyceen des Plankton aus Gasblasen, die unter dem Mikroskop als rothe Pünktchen erscheinen. Auch das fette Oel, welches von vielen Planktonalgen, z. B. von Diatomeen reichlich erzeugt wird, trägt

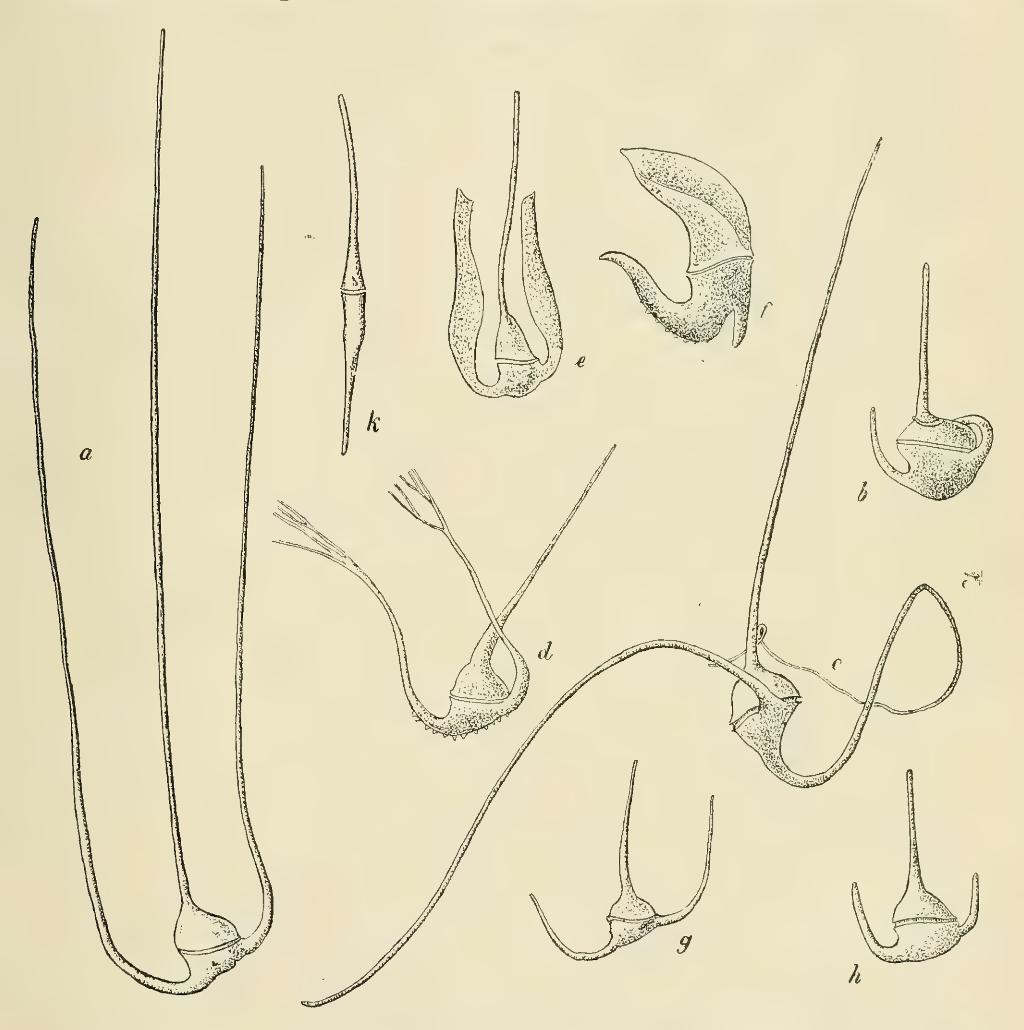


Fig. 496. Ceratium-Arten (Peridineen) des Plankton. *a—f* Warmwasserformen, *g—h* Kaltwasserformen: *g* Ceratium tripos tergestinum, *h* C. balticum. Vergr. 125. Nach F. Schütt.

zur Verminderung des specifischen Gewichtes bei, ohne eine Anpassung an diese Function darzustellen. Mannigfacher und mehr in die Augen fallend sind die Vorrichtungen zur Vergrösserung der Oberfläche. Einen sehr einfachen Fall stellt Antelminellia Gigas dar, der Riese seiner Klasse, das bei einem Volum von mehreren Cubikmillimetern eine

äusserst dünne Membran besitzt. In vollkommener Weise wird das gleiche Ziel durch Auswüchse verschiedener Art erreicht, welche oft an die Flugapparate der Samen und Früchte erinnern und sowohl bei Peridineen (Fig. 495 u. 496) als bei Diatomaceen (Fig. 492 u. 493) eine wunderbare Vollendung erlangt haben. Bei verschiedenen Diatomeen wird die Schwebefähigkeit durch Verbindung der Zellen erreicht oder erhöht. Derartige Apparate sind natürlich nur in Verbindung mit einem demjenigen des Wassers ungefähr übereinstimmenden specifischen Gewicht von Nutzen. Sie verhindern ein rasches Sinken oder das Aufsteigen zur Oberfläche, entsprechend der durch die Produkte der Assimilation bedingten Gewichtsschwankungen.

Die Lichtregionen des Plankton sind denjenigen des Benthos ähnlich. Der grösste Theil der schwebenden Algen bewohnt die oberste Schicht der photischen Region; doch sind ausschliesslich die Oscillariaceen der Wasserblüthe, an der Oberfläche schwimmende Pflanzen. So bedingt das im Rothen Meere häufige Trichodesmium erythraeum den rothen Schimmer, dem dieses Meer seinen Namen verdankt. Die dysphotische Region ist auf jeden Fall sehr arm an vegetabilischem Plankton und die aphotische dürfte höchstens Bacterien aufzuweisen haben. So fand Russell im Golf von Neapel bei 250 m Tiefe viele Bacterien, bei 1100 m Tiefe nur noch wenige (Walther).

Wie das Benthos zeigt auch das Plankton eine Gliederung in Klimazonen. Die Begrenzung derselben hängt mit der Temperatur zusammen, denn kalte und warme Strömungen sind für sie maassgebend. Die Planktonexpedition konnte im atlantischen Ocean zwei Zonen unterscheiden, eine tropische warme und eine nördliche kalte. Ihre Grenze ist im westlichen Atlantik eine sehr scharfe und fällt mit derjenigen des warmen Floridastroms und des kalten Labradorstroms zusammen. Im Osten, wo so ausgeprägte Strömungen fehlen, ist der Uebergang ein mehr allmählicher. Jede der beiden Planktonzonen ist durch bestimmte Leitpflanzen charakterisiert. So sind Antelminellia gigas, Gossleriella tropica und Planktoniella sol sehr charakteristisch für die warmen Gewässer, während Ceratium tripos balticum für die kalten bezeichnend ist.

Jede der beiden Zonen zerfällt in eine Reihe von Provinzen, deren Unterschiede nur theilweise mit gegenwärtig herrschenden Bedingungen zusammenhängen (Salzgehalt, Temperatur, Licht). Schütt unterscheidet folgende, mehr oder weniger gut begrenzte Provinzen für die von der Planktonexpedition untersuchten Meere: Ostsee (scharf begrenzt), Nordsee (weniger abgeschlossen), nordöstlichen Golfstrom, Irmingersee, Ostgrönlandstrom, Westgrönlandstrom, Labradorstrom, Floridastrom, Nordäquatorialstrom, Guineastrom, Südäquatorialstrom. Alle diese Provinzen sind durch Leitformen charakterisirt. (Vgl. die Erklärung zu Fig. 496).

Auswahl der Literatur.

Ascherson, P. I. Die geographische Verbreitung der Seegräser. Petermann's Mittheil. 1871.

— II. Potamogetonaceae. Hydrocharitaceae. Engler, Natürl. Pflanzenfam. II. Theil, Abth. I.

Berthold, G. Ueber die Vertheilung der Algen im Golfe von Neapel nebst einem Verzeichniss der bisher daselbst beobachteten Arten. Mittheilungen a. d. zoologischen Station zu Neapel. Bd. III. 1882.

Bornet, Ed. Recherches sur le Phucagrostis major Cavol. Ann. d. Sciences nat. Botan. 5e série. T. I.

Clavaud, A. Sur le véritable mode de fécondation du Zostera marina. Actes de la société linnéenne de Bordeaux. 1878.

Duchartre, P. Sur la fécondation du Zostera marina. Bullet. de la soc. botanique de France. 1873.

Duval-Jouve, A. Particularités des Zostera marina L. et nana Roth. Bullet. soc. bot. de France. 1873.

Engelmann, Th. W. Farbe und Assimilation. Botanische Zeitung 1883.

Engler, A. Notiz über die Befruchtung von Zostera marina und das Wachsthum derselben. Botan. Zeit. 1879.

Forbes, E. Report on the Mollusca and Radiata of the Aegean Sea and on their distribution, considered as bearing on geology. Report of the british association for the advancement of science. 1843.

Géneau de Lamartière, L. Étude sur la flore maritime du Golfe de Gascogne. Revue générale de botanique. Bd. VII. 1895.

Haeckel, E. Plankton-Studien. Jena 1890.

Kjellman, F. R. I. Ueber die Algenvegetation des Murmanschen Meeres an der Westküste von Nowaja Semlja und Wajgatsch. Nova Acta regiae Societatis scientiarum Upsaliensis. Ser. 3. Upsaliae 1877.

— II. The Algae of the Arctic Sea. A survey of the species, together with an exposition of the general characters and the development of the flora. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. Ny fölgd. 20. Bd. 1882—1883.

— III. Ueber Algenregionen und Algenformationen im östlichen Skager Rack. Bihang till K. Svenska vet. Akad. Handl. Bd. 5, no. 6. 1878.

— IV. Aus dem Leben der Polarpflanzen. In: Nordenskjöld, Studien und Forschungen veranlasst durch meine Reisen im hohen Norden. Leipzig 1885. S. 506.

— V. Norra Ischafvets Algflora. Vega-Expeditioners vetanskapliga Jakttagelser. Bd. 3. 1883. (Nach Ref. in Engler's Jahrb. Bd. 6. 1885.)

— VI. Ueber das Pflanzenleben während des Winters im Meere an der Westküste von Schweden. Botan. Centralblatt. Bd. 26. 1886.

Kuckuck, P. I. Ueber marine Vegetationsbilder. Ber. d. deutsch. botan. Gesellschaft. 15. Jahrg. 1897.

— II. Beiträge zur Kenntniss der Meeresalgen. S. A. aus: Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. N. F. II. Bd. 1897.

Lakowitz. Vegetation der Ostsee im Allgemeinen und der Algen der Danziger Bucht im Speciellen. Schriften d. Naturf. Gesellsch. zu Danzig. N. F. Bd. VII. 1888.

Lorenz, R. Physikalische Verhältnisse und Vertheilung der Organismen im Quarnerischen Golf. Wien 1863.

Noll, F. Ueber die Cultur von Meeresalgen in Aquarien. Flora 1892.

Oersted, A. S. De regionibus marinis. Elementa topographiae historico-naturalis freti Oeresund. Havniae 1844.

Oltmanns, Fr. I. Ueber die Cultur und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Pringsheim's Jahrb. Bd. 23. 1892.

— II. Notizen über die Cultur und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Flora 1895.

Reinke, J. I. Notiz über die Vegetationsverhältnisse in der deutschen Bucht der Nordsee. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. 1889. S. 367.

— II. Algenflora der westlichen Ostsee. 6. Bericht der Kommission zur wissensch. Untersuchung der deutschen Meere. 1889.

— III. Atlas deutscher Meeresalgen. Berlin 1889—1892 mit 50 Tafeln.

— IV. Das botanische Institut und die botanische Meeresstation in Kiel. Botan. Centralblatt 1890.

Schütt, Fr. I. Das Pflanzenleben der Hochsee. Kiel 1893.

— II. Analytische Plankton-Studien. 1892.

Warming, E. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Deutsch von Knoblauch. 1896. S. 120 u. f.

III. Die Vegetation des Süsswassers.

1. Systematische und ökologische Uebersicht. Die Pflanzenfamilien des Süsswassers. Eintheilung der Formen in fünf ökologische Typen. **2. Das pflanzliche Benthos des Süsswassers.** § 1. Allgemeines. Vorherrschen der photischen Region. — § 2. Gliederung der Vegetation. Gürtelartige Anordnung in der photischen Region. Kalkabsondernde Cyanophyceen. Dysphotische Region. **3. Das limnetische Plankton der Süsswasserseen.** Floristisches und Oekologisches. **4. Die fliessenden Gewässer.** Schwimmende Vegetation. Lithophyten der reissenden Ströme. Podostemaceen. **5. Periodische Erscheinungen der Süsswasserflora.** Benthos und Plankton in den verschiedenen Jahreszeiten. **6. Die Schnee- und Eisflora.** Ursache und Verbreitung des rothen Schnees. Sphaerella nivalis. Andere Mikrophyten des Schnees und Eises.

Während die Makrophytenflora der Meere sich in in erster Linie aus Braun- und Rothalgen, weniger aus Grünalgen, ganz untergeordnet aus Phanerogamen zusammensetzt, zeigt diejenige der süssen Gewässer, wenigstens was die Masse der organischen Substanz betrifft, dieselben Klassen in umgekehrter Reihenfolge. Hier dominiren die Phanerogamen und sind von Pteridophyten und Bryophyten begleitet, welche in den Meeren fehlen. Die Bedeutung der Grünalgen dürfte ungefähr die gleiche sein; dagegen sind Braun- und Rothalgen im Süsswasser auf wenige, meist seltene und vereinzelte Formen beschränkt.

Die Mikrophytenflora zeigt in beiden Gruppen von Gewässern ebenfalls grosse Unterschiede. Zwar behaupten auch im Süsswasser die Bacillariaceen eine dominirende Stellung, dagegen sind die im Meere so häufigen Peridineen nur durch wenige Formen vertreten, während die in ersteren ganz fehlenden Desmidiaceen im Benthos und Hemiplankton der Süsswasseransammlungen massenhaft vorhanden sind. Cyanophyceen und Bacterien sind im Süsswasser allgemeiner verbreitet als im Meere.

Die Phanerogamen der süssen Gewässer gehören, im Gegensatz zu denjenigen der Meere, den verschiedensten Ordnungen der Angiospermen an. Besondere Bedeutung haben unter den Dicotylen die Nymphaeaceen, welche sämmtlich Süsswasserbewohner sind, ferner die Wasserranunkeln (Batrachium-Arten), die Ceratophyllaceen, Elatinaceen,

Callitrichaceen, Podostemaceen, Haloragidaceen (Myriophyllum), Utriculariaceen. Unter den Monocotylen bestehen folgende Familien vornehmlich oder ausschliesslich aus Wasserbewohnern: Alismaceen, Juncaginaceen, Potamogetonaceen, Aponogetonaceen, Najadaceen, Hydrocharitaceen, Lemnaceen, Mayacaceen, Pontederiaceen. Unter den Pteridophyten sind namentlich verschiedene Salviniaceen, Marsileaceen und Isoëtaceen im Süsswasser vertreten. Unter den Laubmoosen sind vorwiegend Fontinalaceen und Hypnaceen, bis zu einem gewissen Grade Sphagnaceen, unter den Lebermoosen Ricciaceen wasserliebend. Damit ist aber keineswegs die Liste der in der Süsswasserflora vertretenen Gruppen höherer Pflanzen erschöpft; mit Ausnahme der Gymnospermen, bei welchen jedoch Sumpfbewohner nicht fehlen, haben die meisten grösseren Phanerogamengruppen einzelne Arten von mehr oder weniger aquatischer Lebensweise aufzuweisen. Es sei in dieser Hinsicht an Hottonia, an Limnanthemum, an Lobelia Dortmanna, an Aldrovandia vesiculosa, an Bidens Beckii erinnert.

Structur und Lebensweise der höheren limnetischen Wasserpflanzen sind ausserordentlich mannigfach. Gemeinsam ist der Mehrzahl von ihnen nur das Fehlen des secundären Dickenwachsthums, welches bloss bei Isoëtes und da in abweichender Form sich zeigt. Im Uebrigen kann man nach Structur und Lebensweise folgende, vielfach durch Uebergänge verbundene ökologische Typen unterscheiden:

1. Isoëtes-Typus. Im Boden wurzelnde völlig untergetauchte Rosettenpflanzen mit meist cylindrischen Blättern: Isoëtes, Pilularia, Subularia, Littorella, Lobelia Dortmanna.

2. Nymphaea-Hippuris-Typus. Im Boden wurzelnde Pflanzen, welche durch langgestielte Blätter oder durch lange Sprosse die Oberfläche des Wassers erreichen und sich dann theilweise in der Luft befinden. Hierher gehören die Nymphaeaceen, Limnanthemum, Marsilia, Trapa, Batrachium aquatile, Potamogeton natans etc. mit Schwimmblättern, Hippuris, Elatine Alsinastrum etc. mit auftauchenden Sprossspitzen.

3. Najas-Typus. Im Boden wurzelnde oder frei schwebende völlig untergetauchte Pflanzen mit langen fluthenden Sprossen. Ceratophyllum, Aldrovandia und Utricularia wurzellos; Najas, Zannichellia, verschiedene Potamogeton- und Batrachium-Arten etc. mit Wurzeln.

4. Hydrocharis-Typus. Freischwimmende Pflanzen mit kurzen Sprossen, theils ganz submers (Lemna trisulca, Riccia fluitans), zum grössten Theile submers (Stratiotes), halbsubmers (Salvinia), zum grössten Theile an der Oberfläche schwimmend (Hydrocharis, Lemna p. p., Azolla, Riccia natans), zum grössten Theile emers (Pistia, Eichhornia etc.).

5. Podostemon-Typus. An Steinen befestigt submerse Gewächse strömender Gewässer (Podostemaceen, verschiedene Moose).



Fig. 497. Wasserpflanzen aus dem Longemer-See in den Vogesen. *1* Isoëtes lacustris. *2* Is. echinospora. *3* Subularia aquatica. *4* Sparganium minimum (Sp. natans). *5* Myriophyllum alterniflorum. Nat. Gr.

Als semiaquatisch sollen solche im Boden wurzelnde Pflanzen bezeichnet werden, welche keine oder nur bald schwindende Wasserblätter entwickeln und im Uebrigen Luftpflanzen sind, wie das gewöhnliche Schilfrohr (Phragmites communis) und andere Gräser, Scirpus-, Sparganium-, Alisma-Arten etc. Manche freischwimmende Wasserpflanzen, wie Pistia etc. sind allerdings ebenfalls mehr Luftpflanzen als Wasserpflanzen. Ihre Rolle als Glieder von Formationen ist aber durchaus diejenige von Wasserpflanzen, während die eben erwähnten halben Wasserpflanzen räumlich den Uebergang zur Landvegetation vermitteln.

Die eben aufgestellte Eintheilung stützt sich in erster Linie auf die für die Formationslehre vornehmlich wichtige räumliche Anordnung. Natürlich wird man nach anderen Gesichtspunkten andere Gruppirungen vornehmen können. So habe ich gegen die von Schenck in seiner werthvollen Biologie der Wasserpflanzen angenommene Eintheilung nichts einzuwenden. Sie entspricht aber weniger der räumlichen Gruppirung als anderen nicht minder wichtigen ökologischen Eigenthümlichkeiten.

Die makrophytischen Algen des Süsswassers schliessen sich dem Najas-Typus mehr oder weniger an. Namentlich gilt dieses von den Characeen, die in ihrer Lebensweise mit Najas große Aehnlichkeit zeigen.

Die mikrophytischen Algen und die wenigen saprophilen Wasserpilze sind theils an dem Substrat oder an anderen Pflanzen des Benthos befestigt, theils schweben oder schwimmen sie frei im Wasser als Plankton.

2. Das pflanzliche Benthos der Süsswasserseen.

§ 1. **Allgemeines.** Im Gegensatz zu den Meeren sind im Süßwasser die meisten Makrophyten im Boden bewurzelt. Die Lithophyten treten unter den höheren und grösseren Gewächsen sehr zurück (Podostemon-Typus), während viele Fadenalgen an Steinen befestigt vorkommen. Letztere kommen zum Theil auch als Epiphyten vor. Vornehmlich jedoch zeigt sich letztere Lebensweise bei kleinen flächenförmig ausgebreiteten Algen (Coleochaete etc.)

Die Tiefenregionen der Vegetation sind in den süssen Gewässern denjenigen des Meeres ähnlich, doch nimmt entsprechend der geringeren Ausdehnung der ersteren die photische Region ein relativ grösseres Areal ein und ist in kleinen Wasseransammlungen, wie Teiche, Gräben, Bäche, sogar allein vorhanden.

Die Grenze der photischen und dysphotischen Region liegt, entsprechend der ungleichen Trübung durch suspendirte Theilchen, sehr ungleich tief zwischen 5 und 30 m. Die Flora der dysphotischen Region

ist beinahe ausschliesslich von Mikrophyten, namentlich Diatomaceen gebildet; doch sind in derselben ausnahmsweise einzelne Makrophyten beobachtet worden. Die Flora der aphotischen Region ist nicht bekannt; jedenfalls ist sie sehr ärmlich.

Die stehenden und die fliessenden Gewässer bieten der Vegetation sehr ungleiche Bedingungen und sind daher getrennt behandelt.

§ 2. **Gliederung der Vegetation.** Die Süsswasserseen stellen den Typus der stehenden süssen Gewässer dar, indem die seichten Gewässer der Teiche und Gräben sich in ihrer Vegetation zum grossen Theile den ruhigen Buchten der Seen anschliessen. Allerdings besitzen manche kleinen Gewässer eine eigenartige, in den Seen bisher nicht beobachtete Flora; ja, die Wasserlinsen scheinen den letzteren zu fehlen. Grössere Ruhe des Wassers, besondere chemische Bestandtheile etc. dürften solche Unterschiede bedingen, doch liegen darüber Untersuchungen zur Zeit nicht vor.

Die Vegetation der Süsswasserseen ist in den letzten Jahren mit wachsendem Interesse und Erfolg untersucht worden — bis jetzt allerdings beinahe nur in Mitteleuropa. Die folgenden Ausführungen beziehen sich dementsprechend lediglich auf die Seen Deutschlands, der Schweiz und der Grenzgebiete. In allen Seen sind Benthos und Plankton wohl von einander zu unterscheiden, während seichte Wasseransammlungen, die nur Hemiplankton besitzen, eine deutliche Differenzirung nicht aufweisen.

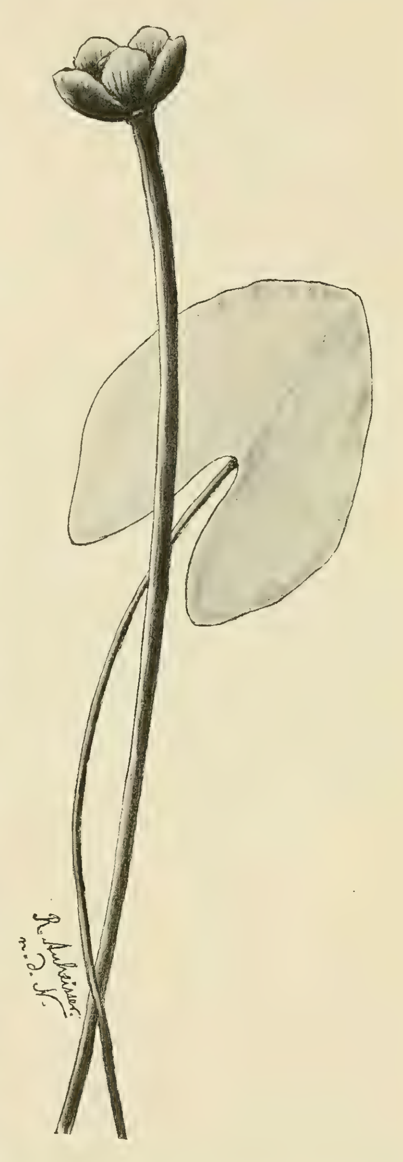


Fig. 498. Nuphar pumilum aus dem Retournemer-See in den Vogesen. Nat. Gr.

Das limnetische Benthos der Seen.

Seichte Seeufer sind ganz gewöhnlich von dem Festlande durch einen Gürtel des gewöhnlichen Schilfrohrs (Phragmites communis) ge-

trennt, welchem sich seewärts ein solcher von Scirpus lacustris anschliesst. Beide Pflanzen gehören zu denjenigen, die sich nur mit ihrer Basis im Wasser befinden und die wir daher als semiaquatische Pflanzen bezeichnet haben. Sie sind manchmal von anderen Pflanzen ähnlicher Lebensweise begleitet, wie Butomus, Sagittaria, Alisma Plantago, Ranunculus lingua. Das seichte Wasser zwischen den hohen Sprossen ist bereits von echten Wasserpflanzen entsprechend geringerer Dimensionen eingenommen, die seewärts an Zahl und Grösse noch rascher zunehmen und von etwa 3 m Tiefe an allein herrschen.

Der zweite Gürtel, der erste der ächt aquatischen, ist in erster Linie charakterisirt durch Nymphaeaceen und zwar, wo alle drei mitteleuropäische Arten vorkommen, in der Reihenfolge: Nymphaea alba, Nuphar luteum, Nuphar pumilum.[1]) In ihrer Gesellschaft zeigen sich andere Pflanzen mit Schwimmblättern und solche mit auftauchenden Sprossspitzen (Nymphaea-Hippuris-Typus). Für die meisten dieser Pflanzen ist es Lebensbedingung, dass sich ein Theil ihrer Organe in der Luft befinde. Nur wenige vermögen sich auch im völlig untergetauchten Zustande zu behaupten (Batrachium aquatile). Dem oberen Gürtel gehören ferner die Pflanzen des Isoëtes-Typus an. Dieselben erlangen zwar zum Theil (Isoëtes) eine Verlängerung ihrer Blätter mit zunehmender Tiefe, doch nicht in hinreichendem Maasse, um daraus wesentlichen Vortheil zu erlangen.

Der dritte Gürtel gehört den ganz submers vegetirenden fluthenden Phanerogamen des Najas-Typus, welche im Gegensatz zu denjenigen des Isoëtes-Typus, durch Verlängerung ihrer Axen dem Lichte entgegenwachsen. Hier herrschen unter den Phanerogamen, namentlich Arten von Potamogeton, in noch grösserer Tiefe solche von Najas. Von 6 m Tiefe an kommen die Phanerogamen nur noch vereinzelt vor. Auch die frei schwebenden und schwimmenden Formen des Hemiplankton (Hydrocharis-Typus) sind, da sie periodisch zur Bodenvegetation gehören (Ueberwinterung, Samen) nur in den äussersten Gürteln vorhanden.

Von 2 m Tiefe an pflegen Chara-Arten einen wesentlichen Bestandtheil der Vegetation zu bilden; mit zunehmender Tiefe treten allmählich Nitella-Arten hinzu. In 7 m Tiefe und tiefer ist die makrophytische Vegetation beinahe ausschliesslich von Nitella syncarpa gebildet. In ihrer Gesellschaft zeigen sich in wenigen Exemplaren Moose wie Fontinalis antipyretica und Hypnum giganteum. Die Nitellawiesen gehen in klarem Wasser (Bodensee) stellenweise bis 30 m Tiefe, wo ihr Aufhören die untere Grenze der photischen Region bezeichnet.

[1]) Ueber das Vorkommen von Nymphaea candida Presl. ist mir nichts bekannt; dieselbe ist übrigens wohl nicht als specifisch verschieden zu betrachten.

In den trüberen Gewässern des Müggel-Sees in Baiern hört die Nitellavegetation bereits bei 12 m auf und wird bis 30 m Tiefe durch Fluren von Cladophora-Arten ersetzt, in welchen Cladophora profunda Brand, Cl. cornuta Brand und Rhizoclonium profundum Brand vorherrschen.[1])

Dem makrophytischen Benthos der photischen Region sind Mikrophyten in grosser Anzahl beigemengt. Namentlich bilden Bacillariaceen auf untergetauchten Pflanzentheilen, Steinen etc. braune flockige Ueberzüge. Grösseres Interesse bieten verschiedene kalkabscheidende Cyanophyceen, welche auf Steinen an sehr seichten, ruhigen Stellen einiger Seen mürbe Ueberzüge bilden und in immer noch nicht ganz aufgeklärter Weise zur Entstehung mäandrischer Furchen auf der Steinoberfläche in Beziehung stehen.[2])

Trotzdem bereits eine beträchtliche Literatur über die „sculptirten Steine" der Seen vorliegt, stehen immer noch über deren Entstehung zwei sehr ungleiche Anschauungen einander gegenüber, die möglicherweise beide berechtigt sind, da ähnliche Erscheinungen in diesem Falle durch ungleiche Ursachen bedingt sein könnten. Kirchner, welcher hauptsächlich die Steine des Boden-Sees untersuchte, ist der Meinung, dass der Algenüberzug durch seine Kalkhülle die Steine gegen die auflösenden Wirkungen des Wassers schützt und dass Furchen da entstehen, wo Insektenlarven den Ueberzug zerstören. Chodat dagegen, dem namentlich Steine des Genfer-Sees zur Verfügung standen, rechnet die dieselben überziehenden Cyanophyceen zu den „Calcivoren" oder kalklösenden Algen, deren Existenz für andere Fälle mit Sicherheit nachgewiesen worden ist. Die von Kirchner beobachteten Cyanophyceen der sculptirten Steine werden von ihm als Schizothrix fasciculata Gom., Calothrix parietina Thur. und Phormidium incrustatum Gom. bezeichnet; Chodat erwähnt Schizothrix-Arten als kalklösend.



Fig. 499. Gefurchter Stein von Langenargen am Bodensee. $^1/_2$ nat. Gr. Nach Kirchner.

Mikrophyten bilden ferner die wesentliche Vegetation des an Seen nur schmalen auftauchenden Gürtels. Kirchner erwähnt für die „Spritzzone" Cyanophyceen, Bacillariaceen und nur eine grössere Algenform: Spirogyra adnata Kütz.

Die dysphotische Region des Benthos der Süsswasserseen besitzt in der Regel nur eine Mikrophytenvegetation, bestehend aus

---

[1]) Vgl. Brand l. c.

[2]) Vgl. namentlich Kirchner, Bodensee und Chodat.

Bacillariaceen, Oscillarieen und Beggiatoen; ausnahmsweise zeigen sich Grünalgen (Scenedesmus, Pediastrum) und Peridineen (im Züricher-See bei 60—90 m Tiefe nach Imhof) und nur einmal ist eine höhere Pflanze gefunden worden, nämlich Thamnium alopecurum var. Lemani im Genfer-See bei ungefähr 60 m Tiefe, durch Forel. Einige Arten scheinen echte Tiefenbewohner oder „dysphotische Gewächse" zu sein; doch sind die physiologischen Eigenschaften, welche solche Lebensweise veranlassen, nicht bekannt. In den grössten untersuchten Tiefen des Boden-Sees (160 m und 240 m) zeigte sich der Schwamm vegetationslos bis auf einige Exemplare der Diatomee Cymatopleura Solea Brébisson. Immerhin zeigt dieser Befund, dass noch in solchen Tiefen die Existenz an das Licht gebundener Organismen möglich ist. Die dysphotische Flora des Genfer-Sees dürfte etwas reicher sein, da Forel von einem organischen Filze, in welchem Diatomeen herrschen, berichtet.

3. Das limnetische Plankton der Seen.

Das Hemiplankton der süssen Gewässer weist einige Phanerogamen auf, diejenigen des Hydrocharis-Typus. Hingegen ist das echte Plankton, wie in den Meeren, ausschliesslich von mikroskopischen Algenarten gebildet, welche in den einzelnen Seen, sogar in den verschiedenen Theilen eines Sees, ungleich sind aber doch in ungleichem Verhältniss auftreten, so dass das limnetische Plankton eine überraschende Mannigfaltigkeit zeigt. Manche Arten treten in einzelnen Seen massenhaft auf, die in anderen Seen ganz fehlen oder selten sind, wie z. B. die Diatomee Cyclotella bodanica im Boden- und Genfer-See. Die Cyanophycee Gloeotrichia echinulata ist auf den Plönsee und einige benachbarte kleinere Seen des Holsteinischen beschränkt. Dem Bodensee fehlt die sonst sehr verbreitete Erscheinung der „Wasserblüte", die in ihrer typischen Form durch schwimmende Oscillarieen hervorgerufen wird. Ob jetzt noch herrschende oder historische Ursachen diese Unterschiede bedingen, ist nicht festgestellt. Andererseits fehlen im limnetischen Plankton weitverbreitete Organismen nicht.

So sind die Diatomeen Asterionella formosa und gracillima, Fragilaria crotonensis, die Cyanophycee Clathrocystis aeruginosa, die Peridinee Ceratium hirundinella in den meisten Seen Europa's und Nordamerika's, theilweise auch im Himalaya nachgewiesen und haben wahrscheinlich eine noch weit grössere Verbreitung.

Wie im pelagischen sind auch im limnetischen pflanzlichen Plankton die Bacillariaceen vorherrschend. Sie lassen ähnliche Anpassungen an die schwebende Lebensweise wie ihre Verwandten der Meere erkennen,

jedoch ohne so vollkommene Vorrichtungen, wie sie z. B. der Gossleriella tropica oder der Asterionella Sol zukommen, aufzuweisen. Die Anpassungen an das Planktonleben sind weniger weit fortgeschritten. Die nächstwichtige Rolle spielen Cyanophyceen, welche, wie im Meere, ihre

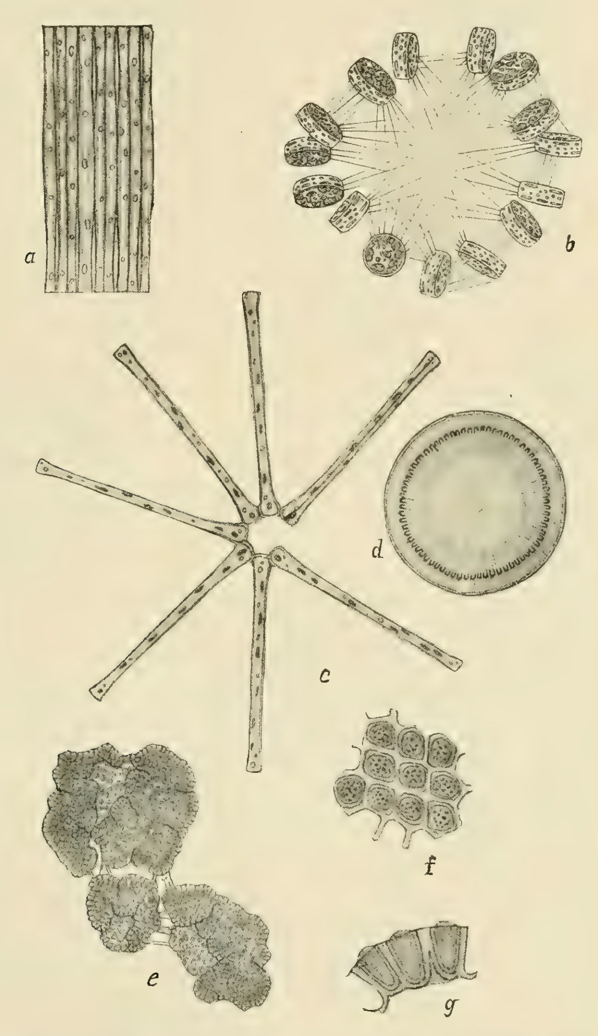


Fig. 500. Planktonalgen des Bodensees. *a* Fragilaria crotonensis Kitt. Vergr. 430. *b* Cyclotella comta Ktz. var. radiosa. Vergr. 430. *c* Asterionella gracillima Grun. Vergr. 430. *d* Cyclotella bodanica Eulenst. Vergr. 430. *e* Botryococcus Braunii Ktz. Vergr. 140. *f—g* ders. Vergr. 430. Nack Kirchner.

Schwimmfähigkeit kleinen Luftblasen verdanken. Andere Algengruppen sind nur durch wenige, meist wenig hervortretende oder lokal vorkommende Arten vertreten. Ziemlich verbreitet ist die namentlich im Plankton des Bodensees massenhaft auftretende Tetrasporacee Botryo-

coccus Braunii, welche hohlkugelige Familien bildet, deren Schwimmfähigkeit durch Luftblasen in der von Strängen durchzogenen centralen Höhlung bedingt ist (Fig. 500 *e—g*). Wenig Bedeutung haben einige Desmidiaceen (Staurastrum), Volvocaceen (Volvox, Eudorina, Pandorina), Protococcaceen (Pediastrum) und Peridineen (Ceratium) etc.

Die Grenze zwischen der photischen und dysphotischen Region liegt für das limnetische Plankton, je nach der geringeren oder grösseren Trübung durch suspendirte Theilchen, verschieden tief. Im Züricher See ist nach Heuscher das Plankton bis in 10 m Tiefe ziemlich gleichmässig verbreitet und nimmt dann bis 25—30 m langsam, in grösserer Tiefe rasch ab. Man kann daher 25—30 m als das untere Niveau der photischen Region bezeichnen. Die verschiedenen Algen zeigen eine schichtenartig eintretende Vertheilung. Die Cyanophyceen dringen nur wenige Centimeter tief, so dass, wo sie reichlich auftreten, wie in den holsteinischen Seen, ein besonders dichtes oberflächliches Plankton vorhanden ist. Aehnliches gilt von Botryococcus Braunii im Bodensee. Dagegen kommen die Diatomaceen in beträchtlicher Tiefe vor, ohne zunächst eine Abnahme aufzuweisen, und sind in den grössten untersuchten Tiefen, 56 m im Bodensee und 90 m im Züricher See, noch reichlich nachgewiesen worden.

4. Die fliessenden Gewässer.

Die fliessenden Gewässer unterscheiden sich bezüglich der Bedingungen der Vegetation von den stehenden Gewässern natürlich um so mehr, als ihre strömende Bewegung eine stärkere ist. So sah ich den St. Johns-Fluss in Florida streckenweise von schwimmenden Fluren der Pistia stratiotes bedeckt, in welchen eine Fortbewegung nach abwärts nicht erkennbar war. Das Wasser war in solchen Stellen seicht und seine Strömung schwach. Auf rasch fliessenden Gewässern ist solche schwimmende Vegetation ausgeschlossen oder besteht, wie die in tropischen Flüssen nicht selten schwimmenden Inseln, aus Bestandtheilen der Flora seichter ruhiger Stellen, die zufällig in den Strom gerathen sind. Sogar ein aus Mikrophyten bestehendes Plankton kann sich im strömenden Wasser nicht erhalten. Die Untersuchung des Flusswassers hat dementsprechend meist zu negativen Erfolgen geführt; nur in wenigen Fällen sind einige schwebende Bacillariaceen nachgewiesen worden. Der Umstand, dass an fast gleichen Oertlichkeiten zu verschiedenen Zeiten bald positive, bald negative Erfolge erzielt wurden, macht es wahrscheinlich, dass es sich beim Potamoplankton nur um zugeführte Bestandtheile des See- und Teichplankton handelt. Höchstens wird sich in sehr ruhig fliessenden Strömen oder in stillen Buchten Plankton erhalten und fortentwickeln können.

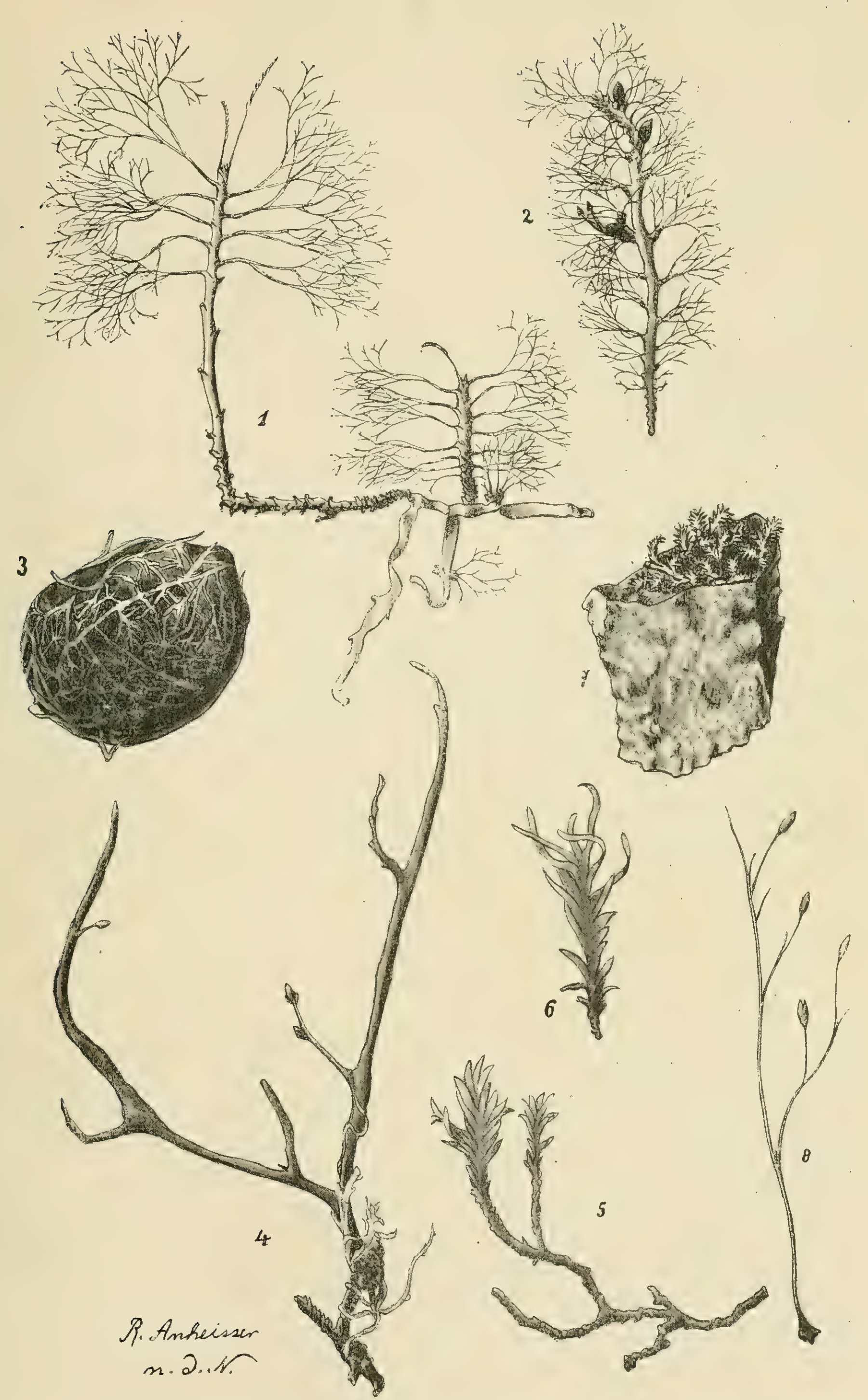


Fig. 501. *1—3* Podostemon Schenckii Warming (3 jung). Nat. Gr. *4—8* Podost. Mülleri Warm. (4 u. 8 alt, entblättert, 7 jung). Nat. Gr. Blumenau, Süd-Basilien.

In ruhigeren Flüssen ist die Makrophytenvegetation, wie in den stehenden Gewässern vornehmlich im Boden gewurzelt, in reissenden Strömen, namentlich in Bergbächen und Kataraktèn sind naturgemäss nur Lithophyten vorhanden. Die wurzelnden Gewächse der Ströme bei uns und, mit wenigen Ausnahmen, in den temperirten Zonen überhaupt sind mit denjenigen der stehenden Gewässer specifisch identisch, aber durch die Bewegung in ihrer Structur etwas verändert. Ganz allgemein zeigen sich die Axen und Sprosse parallel der Stromrichtung verlängert (z. B. bei Ranunculus fluitans, Scirpus fluitans). Potamogeton fluitans entwickelt periphere Faserbündel, die in stehenden Gewässern constant fehlen.[1]) Ferner wirkt die Strömung hemmend auf die Blüthenbildung.

Die Lithophyten der Ströme sind, mit einer gleich zu erwähnenden Ausnahme, lediglich Moose, Algen und Flechten, die theilweise für das fliessende Wasser charakteristisch sind, wie Arten von Fontinalis und Cinclidotus unter den Moosen. In den Tropen ist hingegen eine phanerogamische Pflanzenfamilie, diejenige der Podostemaceen[2]) auf Ströme mit steinigem Grunde beschränkt und bewohnt sogar mit Vorliebe die Wasserfälle. Nur eine Art, Podostemon Ceratophyllum ist extratropisch und kommt in Nordamerika vor. Die Podostemaceen sind sämmtlich typische Lithophyten und unter normalen Verhältnissen submers.

Die Figur 501 stellt zwei Podostemon-Arten, L. Mülleri Warm. und P. Schenckii Warm., die ich mit Fr. Müller und H. Schenck in Wasserfällen bei Blumenau in Süd-Brasilien sammelte. Beide Arten gehören nicht zu denjenigen, welche die auffallendsten Eigenthümlichkeiten der Familie aufweisen. Ihre Sprosse entpringen den bandartig flachen, auf den Steinen kriechenden und durch Haftorgane befestigten Wurzeln, welche, wie in der Familie überhaupt, durch Chlorophyll tief grün gefärbt sind. Die Rolle der Wurzeln bei der Assimilation ist bei Podostemon, entsprechend ihrer relativ geringen Entwickelung, untergeordnet, während sie bei einigen anderen Gattungen die Hauptmasse des vegetativen Apparats und hiermit die wichtigsten Organe der Assimilation darstellen. Eine andere wichtige und weit seltenere Eigenschaft der Wurzeln mancher Arten ist, dass sie durch Erzeugung von vegetativen und fertilen Adventivsprossen die Hauptrolle bei der sexuellen und asexuellen Reproduktion spielen. Andererseits fehlt es nicht an Formen, die der Wurzeln ganz entbehren.

Die Gliederung in Stamm und Blatt ist bei den hier abgebildeten Arten deutlich sichtbar und ohne weiteres verständlich. Axen und

---

[1]) Schwendener, Das mechanische Princip im anatom. Bau der Monocotylen.

[2]) Warming l. c.

Blätter, letztere namentlich, zeigen auch bei solchen morphologisch weniger abweichenden Formen grosse Mannigfaltigkeit. Die Blätter sind z. B. bei einigen Arten auf winzige Schuppen reducirt, während sie bei anderen $1\frac{1}{2}$ m lang werden. Andere Arten besitzen eine höchst eigenartige Gestaltung, die bald durch das Vorherrschen der Wurzeln, bald durch Verwachsung der Sprosse zu thallusartigen Platten bedingt ist.

Die Blüthenanlagen kommen erst beim Sinken des Wassers oder häufiger sogar beim Auftauchen der Sprosse zur Entfaltung. Zwei dem Wachsthum allgemein günstige Factoren, Trockenheit und Licht, machen sich hier in auffälliger Weise geltend. Die vom Wasser entblössten Blätter vertrocknen und fallen rasch ab, oft mit einem Theile der Sprosse und Wurzeln, so dass es mehr oder weniger reducirte Ueberreste des vegetativen Systems sind, welche Blüthen und Früchte tragen (Fig. 501 *4* u. *8*). Erstere öffnen sich nur in der Luft und werden durch Insekten bestäubt. Die winzigen Samen keimen bei der Befeuchtung sofort und die Keimlinge entwickeln sehr früh Vorrichtungen zur Befestigung.

Anatomisch weichen die Podostemaceen von anderen Wasserphanerogamen durch die sehr schwache, diejenige gewöhnlicher Landpflanzen nicht übertreffende Entwickelung der luftführenden Intecellularen ab. Das rasch bewegte und daher luftreiche Wasser macht, ebenso wie bei Pflanzen des bewegten Meeres, den Besitz eines inneren Durchlüftungssystems entbehrlich. Ferner besitzen sie, im Gegensatz zu den Phanerogamen stehender Gewässer, ein wohl ausgebildetes mechanisches Gewebe, welches central, um die Gefässbündel herum gelagert ist und die bei solcher Lebensweise nöthige Zugfestigkeit bedingt.

5. Periodische Erscheinungen der Süsswasservegetation.

Der Einfluss der Jahreszeiten auf das Pflanzenleben der süssen Gewässer ist nur für Mitteleuropa etwas näher untersucht worden. Nur wenige der Makrophyten des Benthos und des Hemiplankton sind einjährig, z. B. im ersteren Najas minor und flexilis, Subularia, im letzteren Salvinia natans. Die meisten Arten perenniren und bleiben theils anscheinend unverändert, wie Zannichellia, die submersen Batrachium-Arten Vallisneria etc., theils fallen sie, in Folge der Injection der Intercellularen, auf den Boden (Lemna, Ceratophyllum), theils perenniren sie nur mit ihren Rhizomen (Nymphaeaceen, Potamogeton natans), theils sogar nur durch besondere Winterknospen (Potamogeton-Arten, Utricularia, Hydrocharis etc.). Im Ganzen zeigt sich also ein Zurückziehen der Benthospflanzen in die Tiefe, wo die Temperatur, ausser in ganz seichten Gewässern, höher ist als an der Oberfläche.[1])

[1]) Schenck I, S. 81 u. f.

Limnetisches Plankton ist das ganze Jahr vorhanden, jedoch, nach der Jahreszeit, in ungleicher Zusammensetzung.[1] Im Winter sind die Diatomeen vorwiegend; in ihrer Gesellschaft zeigen sich einige andere Algen und Peridineen, dagegen fehlen eine Anzahl Formen, die in warmen Jahreszeiten vorhanden sind, wie Ceratium hirundinella, die meisten Cyanophyceen und Chlorophyceen. Solche Formen bilden im Anfang des Winters Dauersporen, welche auf den Boden sinken. Einige Arten sind je nach der Jahreszeit durch andere Gestalten vertreten. Die Maxima zeigen sich nach Schröter für die meisten Arten, im Mai und im August.

Apstein giebt für das Plankton der Seen Holstein's eine Charakteristik, aus welcher die auf die Pflanzen bezüglichen Stellen hier reproducirt werden mögen:

Die Monate Januar und Februar sind der Ruhe gewidmet: „Viele Algen verschwinden ganz aus dem Plankton, sei es, dass sie Sporen gebildet haben, wie Gloiotrichia, sei es, dass sie Cysten hervorbringen, wie Ceratium, die alle auf den Seeboden hinabsinken. Andere sind recht spärlich geworden, sind aber stets zu finden, so die Chroococcaceen, Pediastrum und vor allem die Diatomeen."

„Ganz verschwunden dagegen sind ausser den obengenannten die Dinobryen, die sich wohl im December noch in einzelnen Exemplaren blicken lassen; sie haben schon in der Zeit vom Juli bis August Cysten gebildet, die ebenfalls untersinken . . ."

„Sobald die Sonne stärker zu wirken beginnt und namentlich in der Tiefe das Wasser sich erwärmt (April), dann beginnt ein mächtiger Umschwung. Die Mehrzahl der Diatomeen erscheint in gewaltigen Mengen, so dass sie das Plankton für kurze Zeit ganz beherrschen. Von anderen Pflanzen folgen im Frühjahr Dinobryen, die am Ende desselben ihr Maximum erreichen, dann noch Gymnodinium fuscum. Alle übrigen Pflanzen sind auch schon zu finden, befinden sich aber im Anfange ihrer Entwickelung . . ."

„Im Sommer hat dann das Leben seinen Höhepunkt, namentlich was die Mannigfaltigkeit der Arten anbelangt, erreicht. Die niederen Algen, wie Nostocaceen, Rivulariaceen und Chroococcaceen erreichen ihre höchste Ausbildung und sind als Wasserblüthe dem Auge direkt sichtbar. Die Palmellaceen und Volvocineen sind zahlreich, auch gilt dasselbe für die Peridineen, und manche der Diatomeen bilden jetzt oder zu Beginn des Herbstes noch ein Maximum . . ."

„Im Herbst erreichen viele Diatomeen noch einmal eine mehr oder weniger bedeutende Entwickelung, die anderen pflanzlichen Wesen sind aber in der Abnahme begriffen, die bei manchen sehr schnell vor sich geht, bei vielen unter Bildung von Dauerstadien . . ."[2]

---

[1] Schröter. Apstein.

[2] l. c. S. 127—128.

6. Die Schnee- und Eisvegetation.

Der ewige Schnee und das Eis der polaren Zonen und der Hochgebirge zeigen hie und da auffallende, durch mikroskopische Algen bedingte Färbungen, welche für den Schnee in verschiedenen Schattirungen von Roth, selten von Grün, für das Eis mehr in solchen von Braun bestehen. Die gefärbte Schneeschicht beträgt bis etwa 5 cm, während das Eis nur oberflächlich, manchmal an die Anwesenheit feinen Staubes (Kryokonit) gebunden, seine Flora ernährt.

Seit ihrer Entdeckung in den Alpen von Savoyen durch H. de Saussure, der sie irrthümlich auf Blüthenstaub oder eine eigenartige Erde zurückführen wollte, hat die Erscheinung des rothen Schnees die Naturforscher und Reisenden häufig beschäftigt. Ihre wahre Natur wurde jedoch erst durch Elias Fries (1822) und Agardh (1823) erkannt, welche in den so häufig missdeuteten rothen Kügelchen eine zu den Protococcaceen gehörige Alge nachwiesen, die der letzterwähnte Forscher Protococcus nivalis benannte. Sommerfelt hatte kurz vorher den Organismus des rothen Schnees mit dem Namen Sphaerella nivalis belegt, welcher der gegenwärtig gebräuchliche ist.



Fig. 502. Schnee- und Eisalgen. *1—3* Sphaerella nivalis. *4* Raphidium nivale. *5—6* Ancylonema Nordenskjöldii. Vergr. Nach Chodat.

In neuerer Zeit ist das Vorkommen von rothen Schneealgen an den verschiedensten Punkten der arktischen und antarktischen Zonen und auf den meisten Schneebergen (Pyrenäen, Alpen, Karpathen, skandinavische Gebirge, Ural, Sierra nevada in Spanien, äquatoriale und chilenische Anden) nachgewiesen worden, so dass eine allgemeine Verbreitung der Erscheinung anzunehmen ist. Die braune Eisfärbung wurde bisher vornehmlich in polaren Gebieten beobachtet und der grüne Schnee ist eine seltene Erscheinung.

Ausser der zuerst entdeckten und alle anderen an Häufigkeit und massenhaftes Auftreten übertreffenden Sphaerella nivalis bilden noch zahlreiche andere Mikrophyten die Schnee- und Eisflora. Wittrock zählt in seiner Monographie 42 Arten auf, welche sich auf die Cyanophyceen, Diatomaceen, Conjugaten, Volvocaceen, Pleurococcaceen und Ulothrichaceen vertheilen. Unter ihnen besitzen jedoch, ausser der Sphaerella, nur noch zwei Arten grössere Bedeutung, die Desmidiacee Ancylonema Nordenskjöldii Berggr., ein Organismus mit violettem Safte,

welcher zuerst im grönländischen Eis, dem es eine braune Färbung verleiht, entdeckt, seitdem im Schnee des Mont Blanc und Pichincha nachgewiesen wurde, und die Cyanophycee Scytonema gracile, welche stellenweise den Hauptbestandtheil der grönländischen Inlandeisvegetation bildet.

Ausser den Algen hat bereits Wittrock chlorophylllose Mikrophyten in der Eis- und Schneevegetation nachweisen können, namentlich das auf Sphaerella nivalis schmarotzende Chytridium Haematococci Al. Br. Endlich sind einige Moosprotonemata hin und wieder beobachtet worden, welche niemals beblätterte Pflanzen entwickelt hatten.

Wittrock's Liste, welche sich allerdings nur auf Skandinavien und die arktische Zone bezieht, aber doch alle damals bekannten Schnee- und Eisgewächse umfasste, erhielt in neuester Zeit Zuwachs, namentlich durch Lagerheim, welcher als Urheber des rothen Schnees auf dem Pichincha drei bisher unbekannte Chlamydomonas-Arten erkannte, nämlich Chl. sanguinea, Chl. asterosperma und Chl. nivalis, welche allerdings, nach Chodat, nur Entwickelungsformen der polymorphen Sphaerella nivalis sein sollen. In Gesellschaft der Rothalgen zeigten sich zwei einzellige Algen, das bereits erwähnte Ancylonema Nordenskjöldii und die Pleurococcacee Raphidium nivale (Lagerh. sub Raphidonema), welches von Chodat seitdem im Schnee des Mont Blanc wiedergefunden wurde (Fig. 502 *4*), ferner ein einzelliger Pilz, Solenotila nivalis Lagerh., der an Zahl der Individuen die Algen übertraf. Die Gesammtzahl der Schneepflanzen des Pichincha beläuft sich nach Lagerheim auf 21 Arten, welche zu den Cyanophyceen, Diatomaceen, Desmidiaceen, Volvocaceen, Tetrasporaceen, Pleurococcaceen, Chytridiaceen und Laubmoosen (Protonemata), also, abgesehen von der systematisch unsicheren Solenotila, denselben Gruppen gehören, wie in der Arktis und auf den Hochgebirgen der temperirten Zonen.

Die Ökologie der Schnee- und Eisvegetation ist noch nicht erforscht worden.

Auswahl der Literatur.

Apstein, Carl. Das Süsswasserplankton. Methode und Resultate der quantitativen Untersuchung. Kiel und Leipzig. 1896.

Berggren, S. Alger från Grönlands inlandsis. Oefversigt of Kongl. Vetenskaps-Akad. Förhandlingar. 28. Jahrg. Stockholm 1872.

Bornet et Flahault. Sur quelques plantes vivant dans le test calcaire des mollusques. Bullet. de la société botanique de France. Bd. XXXVI. 1889.

Brand. Ueber die Vegetationsverhältnisse des Würm-Sees und seine Grundalgen. Botan. Centralblatt. Bd. 65. 1896.
Caspary, R. Die Hydrilleen. Pringsheim's Jahrb. Bd. I. 1858.
— Aldrovandia vesiculosa. Bot. Zeit. 1859. 1862.
Chodat, R. I. Sur la flore des neiges du col des Ecandies (Massif. du Mt. Blanc). Bulletin de l'Herbier Boissier. Tome IV. 1896.
— II. Algues incrustantes et perforantes. Arch. des sciences physiques et naturelles. 4e pér. Tome III. 1897.
— III. Recherches sur les Algues pélagiques de quelques lacs suisses et francais. Bulletin de l'Herbier Boissier. 1897.
Drude, O. Deutschlands Pflanzengeographie. Bd. I. 1866. S. 363 u. f.
Fol et Sarrasin. Pénètration de la lumière du jour dans les eaux du lac de Genève et dans celles de la Méditerranée. Mém. de la Société de physique et d'histoire naturelle de Genève. Tome 29. 1887.
Forel. Etude sur les variations de la transparence des eaux du Léman. Arch. des sciences phys. et naturelles de Genève. T. 59. 1877.
Gobi, Ch. Die Algenflora des Weissen Meers und der demselben zunächst liegenden Theile des nördlichen Eismeers. Mém. de l'Acad. imp. des sciences de St. Pétersbourg. Sér. 7. Tome 26.
Göbel, K. Pflanzenbiolog. Schilderungen. II. Theil. VI. Wasserpflanzen. 1891.
Hegelmaier. I. Die Lemnaceen. Leipzig 1868.
— II. Wolffia microscopica. Bot. Zeitung 1885.
Huber et Jadin. Sur une algue perforante d'eau douce. Comptes rendus de l'Ac. des sciences de Paris. 1892.
— Sur une nouvelle algue perforante d'eau douce. Journal de botanique 1892.
Irmisch, Th. Beitrag zur Naturgeschichte des Stratiotes aloides. Flora 1865.
Istvanffy, G. v. Die Vegetation der Budapester Wasserleitung. Botan. Centralbl. XVI. Jahrg. 1895.
Jäggi, J. Die Wassernuss, Trapa natans L. und der Tribulus der Alten. Zürich 1883.
Klebahn, H. Ueber wasserblütebildende Algen, insbesondere des Plöner Seengebiets, und über das Vorkommen von Gasvacuolen bei den Phycochromaceen. Forschungsberichte aus der biologischen Station zu Plön. Thl. IV. 1896.
Kurz, F. Preliminary report of the forest and other vegetation of Pegu.
Lagerheim, G. de. I. Die Schneeflora des Pichincha. Ber. der deutsch. botan. Gesellsch. Bd. X. 1892.
— II. Bidrag till Kännedomen om Snöfloran i Luleå Lappmark. Botan. Notiser. 1883.
Lauterborn, R. Ueber das Vorkommen der Diatomeengattungen Attheya und Rhizosolenia in den Altwassern des Oberrheins. Ber. d. deutsch. botan. Gesellschaft. Bd. XIV. 1896.
Magnin. Recherches sur la végétation des lacs du Jura. Revue générale de botanique. Tome V. 1893.
Schenck, H. I. Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886.
— II. Ueber die Bedeutung der Rheinvegetation für die Selbstreinigung des Rheines. Centralbl. für allgemeine Gesundheitspflege. Bonn 1893.
Schleiden, M. Beiträge zur Kenntniss der Ceratophylleen. Beiträge zur Botanik. Leipzig 1844.

Schröder, B. I. Attheya, Rhizosolenia und andere Planktonorganismen im Teiche des botanischen Gartens zu Breslau. Ber. d. deutsch. botan. Gesellschaft. Bd. XV. 1897.
— II. Ueber das Plankton der Oder. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. Bd. XV. 1897.
Schröter, C. und Kirchner, O. Die Vegetation des Bodensees. Der Bodenseeforschungen 9. Abschnitt. Lindau i. B. 1896.
Schröter, C. Die Schwebeflora unserer Seen. (Das Phytoplankton). Neujahrsblatt der naturf. Gesellsch. in Zürich auf d. J. 1897. Bd. XCIX. (Nur im Referat Naturw. Rundschau XIII. Jahrg. zugänglich.)
Strasburger, Ed. Ueber Azolla. Jena 1873.
Van Horen. Observations sur la physiologie des Lemnacées. Gand 1869.
Warming, E. Familien Podostemaceae. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. skrifter. 1881, 82, 88.
Weddel. Sur les Podostémacées en général et leur distribution géographique en particulier. Bullet. de la soc. botanique de France. Séance du 22 janvier 1877.
Weed, W. H. Formation of travertine and siliceous sinter by vegetation of hot springs. 9 Annual report of United states geological survey 1887—88.
Wittrock, V. B. Ueber die Schnee- und Eisflora besonders in den arktischen Gegenden. In A. E. v. Nordenskjöld, Studien und Forschungen. Deutsche Ausgabe 1885.
Zacharias, O. Die Thier- und Pflanzenwelt des Süsswassers. Bd. I. 1891. (I. Forel. Allgemeine Biologie eines Süsswassersees. II. Migula. Die Algen. III. Ludwig, Fr. Zur Biologie der phanerogamischen Süsswasserflora. V. Migula. Die Flagellaten).

Register.

A.

B.

C.

D.

H.

I.

M.

N.

O.

P.

T.

U.

V.

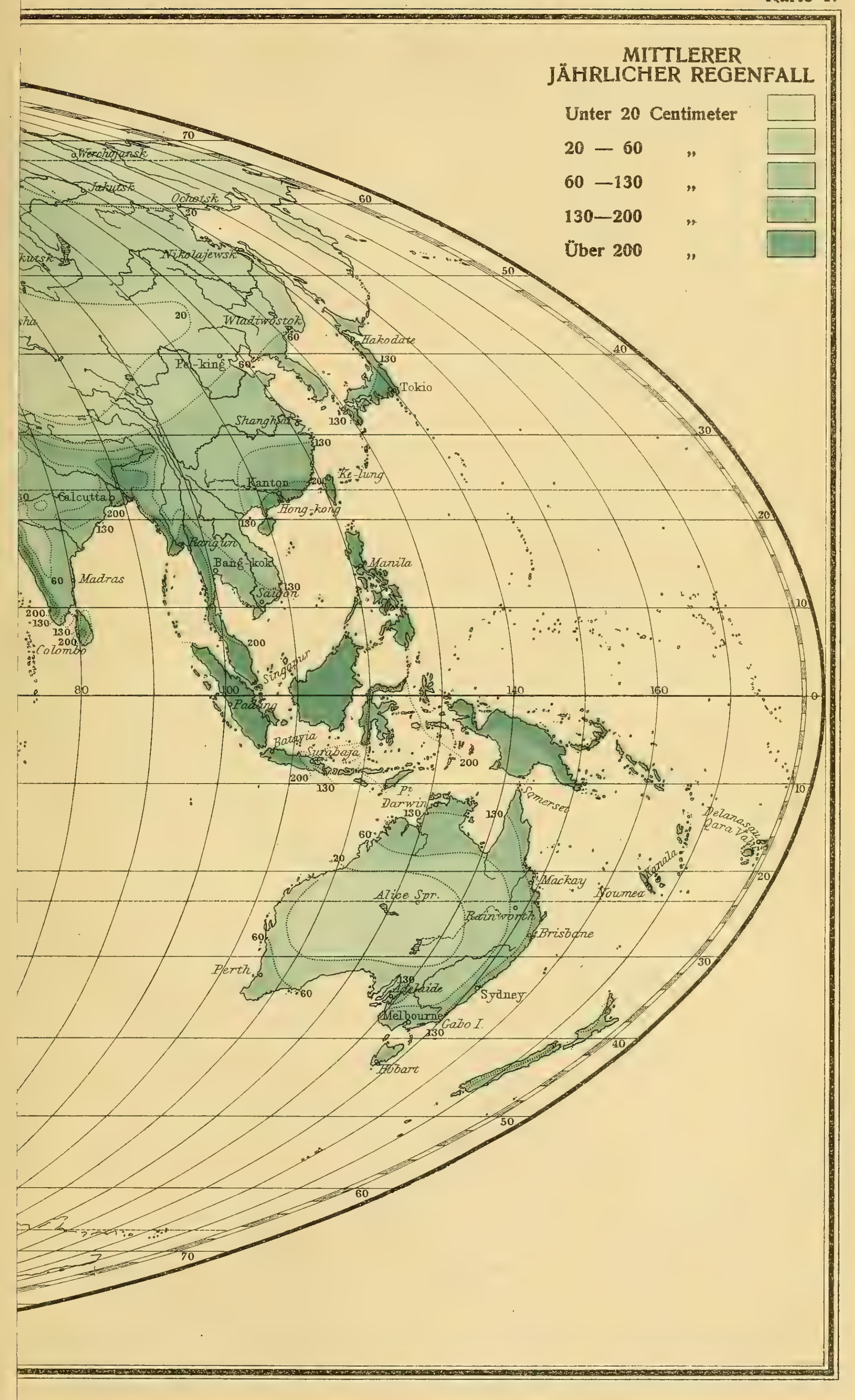
W.

X.

Y.

Z.

Druck von Anton Kämpfe, Jena.


MITTLERER
JÄHRLICHER REGENFALL
Unter 20 Centimeter
20 — 60 „
60 —130 „
130—200 „
Über 200 „
Werchojansk
Jakutsk
Ochotsk
Nikolajewsk
Wladiwostok
Pe-king
Hakodate
Tokio
Shanghai
Ke-lung
Kanton
Hong-kong
Calcutta
Madras
Colombo
Rangun
Bang-kok
Saigon
Manila
Singapur
Padang
Batavia
Surabaja
Pt. Darwin
Somerset
Delanasau
Qara Vai
Kanala
Noumea
Mackay
Alice Spr.
Rainworth
Brisbane
Perth
Adelaide
Sydney
Melbourne
Gabo I.
Hobart

JÄHRLICHE REGENMENGE.

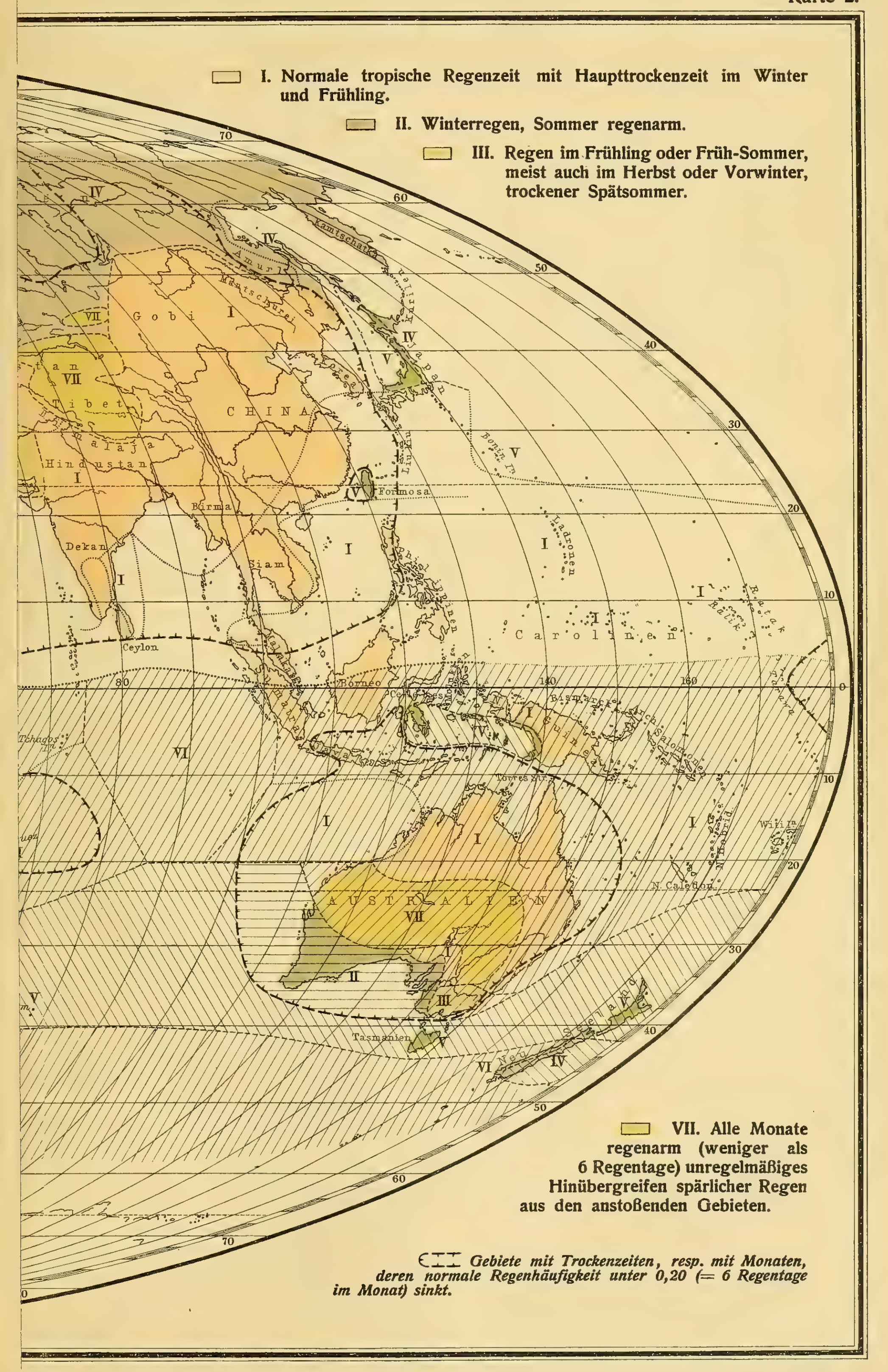
JÄHRLICHE
VERTEILUNG
der
REGENMENGE
über
DIE ERDE
nach Loomis
1883

MITTLERER
JÄHRLICHER REGENFALL

Unter 20 Centimeter	
20 — 60 „	
60 —130 „	
130—200 „	
Über 200 „	

Gotha: Justus Perthes.

Jena: Gustav Fischer.


I. Normale tropische Regenzeit mit Haupttrockenzeit im Winter und Frühling.
II. Winterregen, Sommer regenarm.
III. Regen im Frühling oder Früh-Sommer, meist auch im Herbst oder Vorwinter, trockener Spätsommer.
VII. Alle Monate regenarm (weniger als 6 Regentage) unregelmäßiges Hinübergreifen spärlicher Regen aus den anstoßenden Gebieten.
Gebiete mit Trockenzeiten, resp. mit Monaten, deren normale Regenhäufigkeit unter 0,20 (= 6 Regentage im Monat) sinkt.
Gobi
CHINA
Tibet
Himalaja
Hindustan
Dekan
Ceylon
Birma
Siam
Formosa
Japan
Korea
Amur
Mantschurei
Kamtschatka
Kurilen
Liukiu
Bonin In.
Ladronen
Philippinen
Carolinen
Borneo
Celebes
Sumatra
Malakka
Java
Bismarck
Neu Guinea
Salomonen
Torres Str.
AUSTRALIEN
N. Caledon.
Wiii In.
N. Hebrid.
Tasmanien
Neu Seeland
Tschagos In.
70
60
50
40
30
20
10
0
80
140
160

REGENKARTE DER ERDE

ZEITLICHE VERTEILUNG DER NIEDERSCHLÄGE

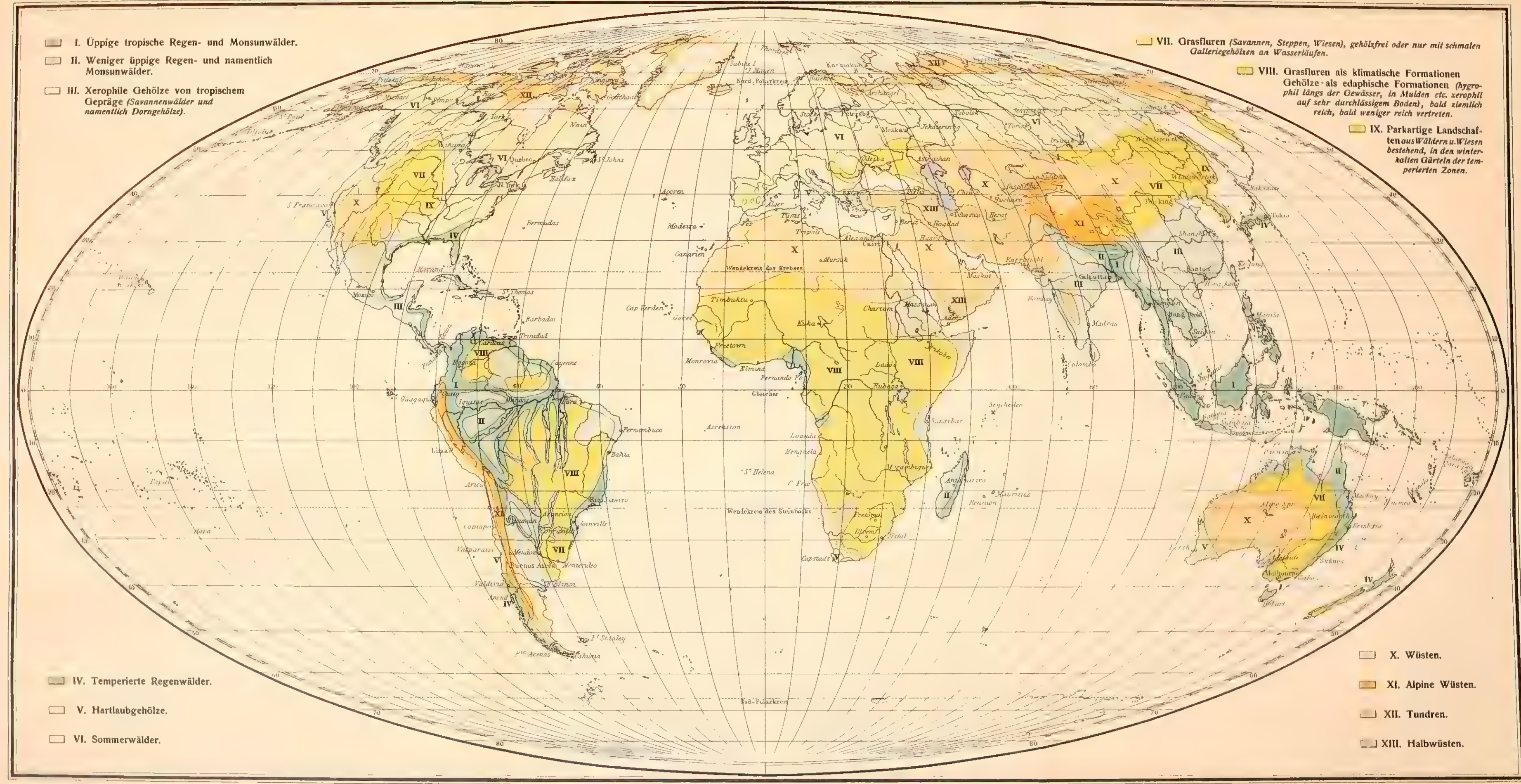


Gotha: Justus Perthes.

Jena: Gustav Fischer.


VII. Grasfluren (Savannen, Steppen, Wiesen), gehölzfrei oder nur mit schmalen Galleriegehölzen an Wasserläufen.
VIII. Grasfluren als klimatische Formationen Gehölze als edaphische Formationen (hygrophil längs der Gewässer, in Mulden etc. xerophil auf sehr durchlässigem Boden), bald ziemlich reich, bald weniger reich vertreten.
IX. Parkartige Landschaften aus Wäldern u. Wiesen bestehend, in den winterkalten Gürteln der temperierten Zonen.
X. Wüsten.
XI. Alpine Wüsten.
XII. Tundren.
XIII. Halbwüsten.
Werchojansk
Jakutsk
Ochotsk
Irkutsk
Nikolajewsk
Kuldscha
Wladiwostok
Hakodate
Pe-king
Tokio
Shanghai
Ke-lung
Calcutta
Kanton
Hong-kong
Rangun
Bang-kok
Manila
Madras
Saigon
Colombo
Singapur
Padang
Batavia
Surabaja
Pt Darwin
Somerset
Delanasau
Qara Vala
Kanala
Mackay
Noumea
Alice Spr.
Rainworth
Brisbane
Perth
Adelaide
Sydney
Melbourne
Gabo I.
Hobart
70
60
50
40
30
20
10
0
80
100
140
160

VERBREITUNG DER WICHTIGSTEN FORMATIONSTYPEN DER ERDE.



Gotha: Justus Perthes.

Jena: Gustav Fischer.


VERTEILUN
DER
VEGETATIONS-FOR
NORD-AME
Nach C. S. Sar
Maßstab 1:25.0
Nadelwälder
Prairie mit weniger a
Baumloses Land, mit
Erklärungen:
Grenze zwischen dem atlantischen und pacifischen Waldgebiet.
Grenze der Unterabteilungen beider Waldgebiete, und zwar:
Atlantisches Waldgebiet.
1 Nördliche atlantische Waldprovinz
2 Provinz der Weyhmouths-Kiefer (Pinus Strobus)
3 Südliche Küstenprovinz
4 Sommergrüner Laubwald des Mississippi-Beckens und der atlantischen Ebenen
5 Der halbtropische Wald
Pacifisches Waldgebiet.
A Nördliche Waldprovinz
B Küstenwald
C Wälder des Binnenlandes
D Mexikanischer Wald
Kuskokwim Bai
Cap Newenham
Cap Konstantin
Bristol Bai
Alaska Sund
Schumagin Inseln
Insel Kadiak
NEU FUNDLAND
Trinity Bai
St. Johns
Halbi. Avelon
C. Race
Placentia Bai
Grosse Neufundland Bank
Miquelon I.
Fortune Bai
St. George Bai
Anticosti I.
St. Lorenz Golf
St. Lorenz Strom
Prinz Edward
Neu Sydney
Cap Breton
Cap Breton Insel
Chedabucto Bai
Sable Island
Sherbrooke
Halifax
Liverpool
Cap Sable
Belfast
Lewiston
Portland
Portsmouth
Cape Cod
Boston
Nantucket I.
New Haven
Newport
Long Island
New York
Atlantic
Delaware Bai
Berlin
Chesapeake Bai
Norfolk
Albemarle Sund
Cap Hatteras
Beaufort
Bahama Inseln
Grosse Abaco I.
Eleuthera I.
Cat I.
Andros Insel
Frederikshaab
Lichtenau
Julianehaab
Christians Sund
Belle Isle
White Bai
Hare Bai
St. Lewis Sund
S. Michaels Bai
Sandwich Bai
Hamilton Inlet
Cartwright
Byron Bai
Rigolet
Melville
Davis Inlet
Hoffenthal
Okkak
Nain
Mingan
130
70
160
40
30
50
20

VERTEILUNG DER VEGETATIONS-FORMATIONEN NORD-AMERIKAS

Nach C. S. Sargent.

Maßstab 1:25.000.000

Kilometer (111,2 = 1°)

Englische Seemeilen (60 = 1°)

Nadelwälder

Gemischter Wald

Prairie mit weniger als 20 % Wald

Baumloses Land, mit Ausnahme der Flüsse.

Erklärungen:

Grenze zwischen dem atlantischen und pacifischen Waldgebiet.

Grenze der Unterabteilungen beider Waldgebiete, und zwar:

Atlantisches Waldgebiet.

1 Nördliche atlantische Waldprovinz

2 Provinz der Weyhmouths-Kiefer (Pinus Strobus)

3 Südliche Küstenprovinz

4 Sommergrüner Laubwald des Missisippi-Beckens und der atlantischen Ebenen

5 Der halbtropische Wald

Pacifisches Waldgebiet.

A Nördliche Waldprovinz

B Küstenwald

C Wälder des Binnenlandes

D Mexikanischer Wald

Westl. L. 90 v. Greenw.

Gotha: Justus Perthes.

Jena: Gustav Fischer.

